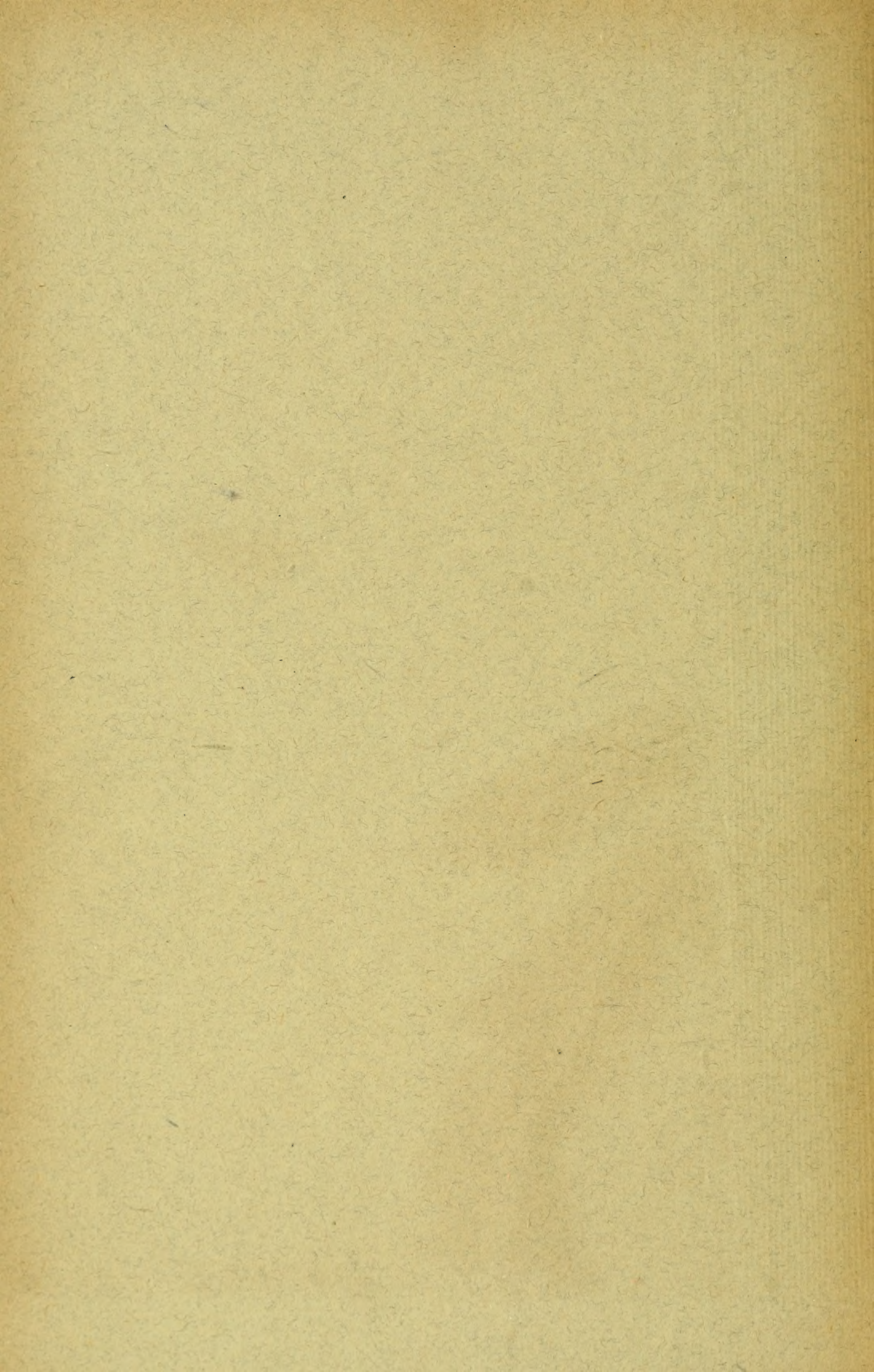
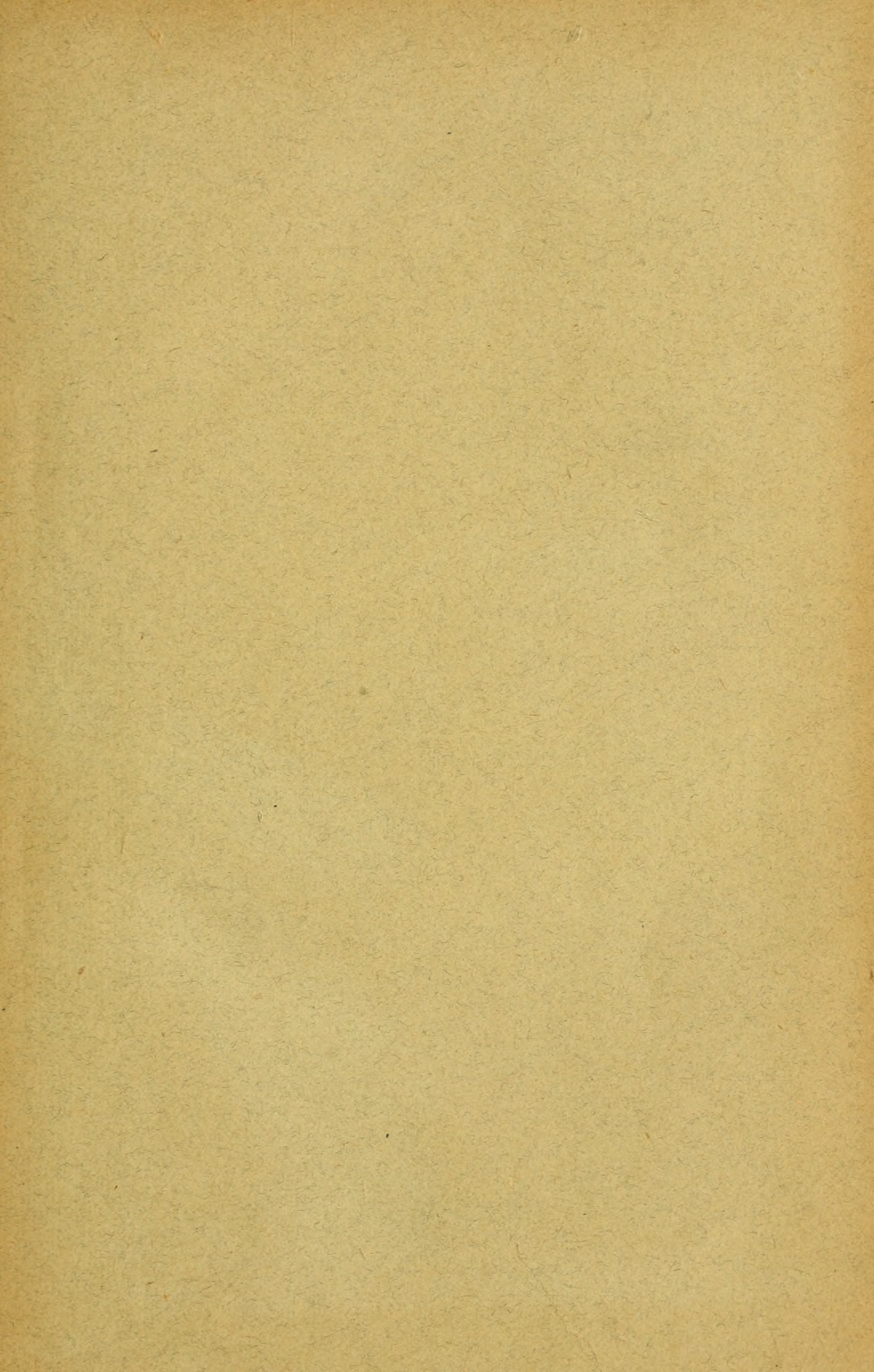
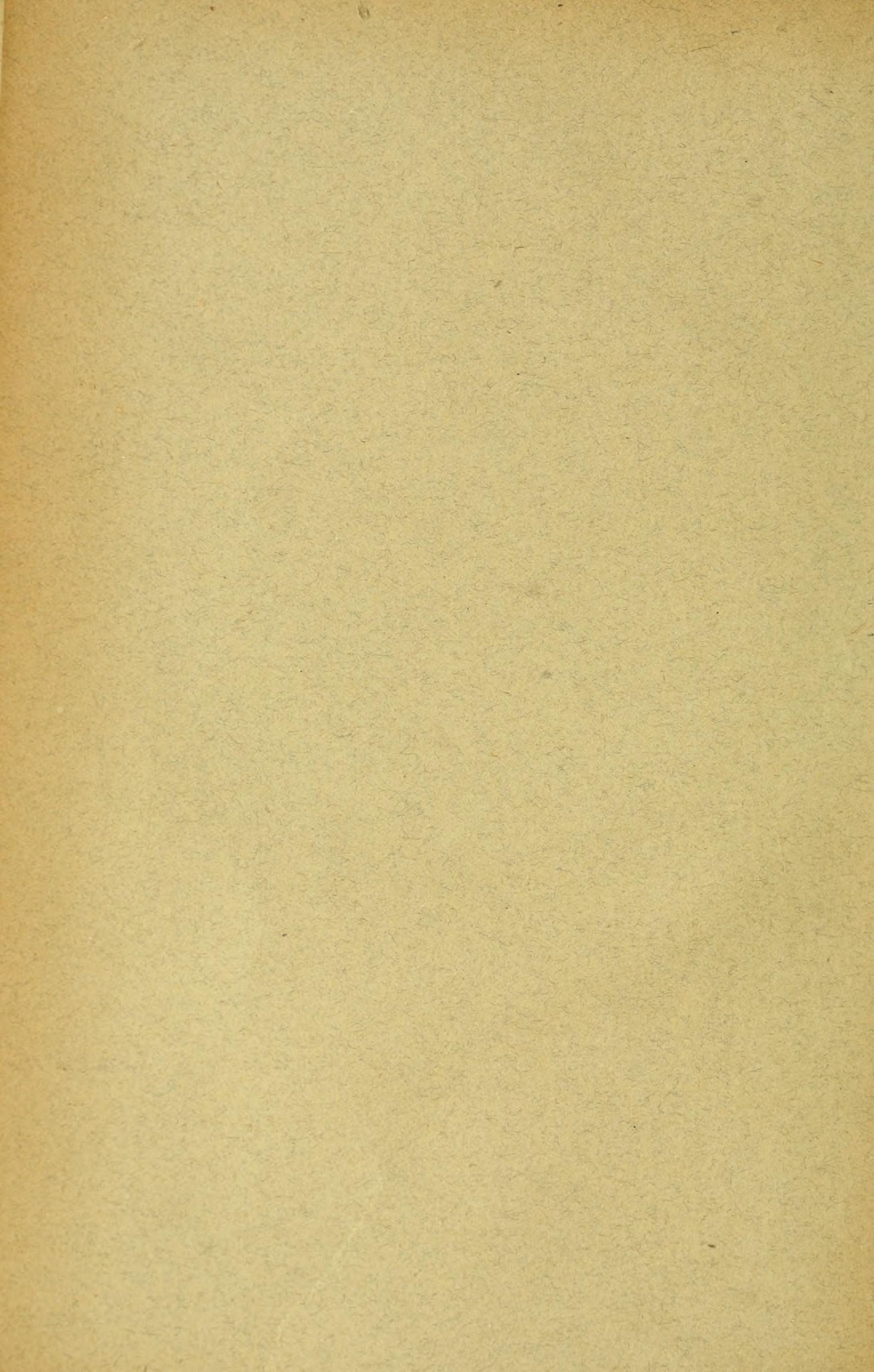








ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

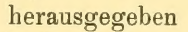
I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben



von

O. Hertwig und **W. von Waldeyer-Hartz**

in Berlin

Einundneunzigster Band

II. Abteilung

Mit 15 Tafeln und 51 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1918



Druck von H. Laupp jr in Tübingen.



Inhalt.

Abteilung II.

Drittes und viertes Heft.

Ausgegeben am 20. August 1918.

Vergleichende Eistudien 1.

Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies.

Von

Paul Buchner, München.

(Hierzu Tafel I—X und 31 Textfiguren).

Inhalt.

I. Die bisherigen Beobachtungen über die akzessorischen Kerne des Insekteneies.

Die Kenntnis der Strukturen, denen die vorliegende Untersuchung gewidmet ist, geht bis in das Jahr 1884 zurück, in dem Blochmann „Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen" berichtete. In dieser vorläufigen Mitteilung spricht er von auffallenden Kernverhältnissen der Ameisen, auf die ihn zuerst Bütschli bei Camponotus aufmerksam gemacht hatte. Der Eikern treibe hier schon frühzeitig von knötchenförmigen Verdichtungen der Membran ausgehende Knospen, die allmählich größer werden, sich ablösen und selbst Kernstruktur annehmen. Auf solche Weise entstehe ein ganzer Haufen von Kernen, in dessen Mitte der eigentliche Eikern, mit fortschreitender Knospenabgabe kleiner geworden, sich wohl unterscheiden lasse. Die neuen Kerne besitzen Membran, Kerngerüst und einen oder zwei Nukleolen. Im Verlauf des weiteren Wachstums der Eizelle breiten sich die Kerne bei Camponotus über die Oberfläche des Eies aus; bei Formica fusca, Myrmica, Vespa, bei denen sich ganz ähnliche Knospungsvorgänge finden, sollen sie jedoch auf den vordersten Teil des Eies beschränkt bleiben. In alten Eiern läßt sich nur noch der ursprüngliche Eikern nachweisen, der sich gegenüber den übrigen durch ein dichteres, stärker färbbares Gerüst auszeichnet; wie diese schwinden, blieb noch unklar, ein Uebergang in Dotterkörner, die noch während ihres Bestehens auftreten, war nicht zu beobachten.

Eingehender kam dann Blochmann nochmals im Jahre 1886 auf diese Vorgänge zurück; die ersten Entstehungsbilder deutete er nun etwas anders. Die „knötchenförmigen Verdichtungen"

stellen kleinste, anfangs membranlose Vakuolen dar, in denen sekundär ein Chromatinkorn auftritt. An der Deutung als Knospungsvorgang aber hält er fest. Er bezeichnet die neuen Kerne jetzt als Nebenkerne; an Größe erreichen, ja übertreffen sie sogar oft den Mutterkern. Eine Teilung konnte an ihnen nicht beobachtet werden, obwohl sie nach ihrer Ausbreitung unter der Eioberfläche zahlreicher zu sein schienen als vorher während ihrer Ansammlung um den Eikern. Auch die Art ihres Schwindens blieb nach wie vor ungeklärt, eine unregelmäßige Kontur der Kerne in alten Eiern sieht Blochmann als Zeichen der Degeneration an. Eine größere Bedeutung glaubt er ihnen überhaupt nicht zuschreiben zu dürfen.

Zwischen die beiden Mitteilungen Blochmanns fällt die Untersuchung Stuhlmanns über „Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus" (1886). So erfreulich an dieser Arbeit das Prinzip, viele Objekte zu vergleichen, ist, so verfällt der Verfasser doch in ihr in eine Reihe von Irrtümern, die zu dieser Zeit nicht mehr verzeihlich ist; so leugnet er z. B. noch das Uebergehen des Eikerns in eine Reifespindel. Auch hinsichtlich der „Nebenkerne" reicht er an die klare Darstellung Blochmanns nicht heran. Er findet bei einer Anzahl Insekten ähnliche bläschenförmige Strukturen um den Eikern, leugnet aber ihre Kernnatur bestimmt, obwohl er sie durch eine Art Teilung aus dem Eikern hervorgehen läßt (!). Tatsächlich hat er die eigentlichen „Blochmannschen Kerne", die er bei mehreren Objekten unter den Augen hatte, nicht klar geschieden von besonderen Ansammlungen von Vakuolen in der Nähe des Eikernes, z. B. bei Sphinx, die lediglich mit der Dotterbildung zusammenhängen, oder bei Musca, wo sie Korschelt eben beschrieben hatte (1886). Korschelt war durch diese Bläschen an die Blochmannschen Kerne erinnert worden und seitdem geht die Angabe, daß Musca solche besäße, durch die Literatur, ohne daß sie erwiesen wäre.

Die Unklarheit, die hier vorlag, und die vielen irrtümlichen Angaben über den Eikern aus jenen Jahren (Will!), insbesondere auch über Kernknospungen, wie die von Balbiani, der die Follikelzellen des Geophiluseies aus Eikernknospen entstehen lassen wollte, mögen die Ursache gewesen sein, daß Blochmanns Mitteilungen in der Folge völlig unberücksichtigt blieben. Erst 1903 hören wir wieder von den „Blochmannschen Kernen" in den Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums von Groß, die aber vor der

eigentlichen Cytologie des Ovars Halt macht. Die auffallenden Kernfiguren konnten jedoch auch einer histologischen Betrachtungsweise nicht entgehen. Bei Bombus terrestris und pratorum, sowie bei Vespa vulgaris werden sie erwähnt, aber ganz anders gedeutet als von Blochmann. Groß erklärt sie für somatische Kerne, die — Follikelzellen angehörend — sich zunächst im zentralen Teil des Nährzellkolbens sammeln, und mit dem Beginn der Nährzellsekretion in das Ei übertreten. Hier umgeben sie anfangs den Eikern und wandern dann an die Peripherie; daraus, daß sie hier noch so lange erhalten bleiben, schließt er auf eine Bedeutung der Kerne und folgt hier einer schon von Korschelt geäußerten Ansicht, daß sie den auffallend kleinen Eikern bei der Dotterbildung unterstützen. Bei Vespa treten die Kernchen früher auf als bei Bombus, sogar einige schon, bevor eine Nährzellkammer formiert ist, so daß nach der Meinung von Groß der Irrtum Blochmanns wohl begreiflich ist; tatsächlich aber treten hier eben einige Kerne besonders früh in das Ei ein und schmiegen sich dicht an dessen Kern und später folgt ihnen die große Masse der Epithelkerne ganz wie bei Bombus nach. Während Groß die Deutung Blochmanns im Hinblick auf die Individualitätslehre der Chromosomen völlig veraltet und unannehmbar erscheinen mußte, konnte er sich bei seiner Darstellung auf einige ähnliche Vorkommnisse stützen (Eindringen der Testazellen in das Ei, Einfließen der degenerierenden Nährzellen in viele Insekteneier).

Bei Besprechung des Ovars von Vespa media und einer Andrena spec. macht Groß keine Angaben über das Vorhandensein von Blochmannschen Kernen.

Henneguy berücksichtigt in seinem Insektenwerk (1904) die uns interessierenden Strukturen ebenfalls. Er bringt sie in Zusammenhang mit den zahlreichen Angaben über Chromatinaustritt aus dem Eikern, wobei er die Beobachtungen von Lubbock und Balbiani für Geophilus, Born und Rückert für Batrachier und Selachier, Bambecke für Scorpaena, Crety für Distomum heranzieht und meint, die quantitative Chromatin-Reduktion des Eikerns sei vielleicht viel wichtiger als die numerische bei den Reifeteilungen. Merkwürdig sei nur, daß die Chromatinmenge eine so sehr große sei und daß sie sich sehr lange erhalte, ja sogar vermehren könne. Er selbst beobachtete die Kerne auch bei der Honigbiene, wovon er eine Originalfigur gibt, und meint, daß sie hier nicht wie sonst vom

Eikern stammen, sondern von einem Sekret der Epithelzellen des Follikels. Sie schwinden hier später als bei der Wespe, wo auch er sie dicht an dem Kern vorfindet.

Eine Vorstellung, die gemeinsames mit der Hennegys bezüglich der Biene und der von Groß hat, entwickelt im gleichen Jahr Brunelli. Er meint zwar auch, es handle sich um somatische Kerne, die nichts mit dem Eikern zu tun haben, aber sie sollen nicht durch die polare Oeffnung des Eies bei den Nährzellen eintreten, sondern aus dem Follikel stammen und sich unter einem richtenden chemischen Zwang um den Eikern versammeln.

Die Untersuchung des Ovars von Polistes pallipes durch Marshall (1907) bringt nichts Neues. Er findet die den Eikern umgebenden Gebilde sehr kernähnlich, mit nukleolenähnlichen Körpern und einem unregelmäßigen Gerüst, kann sich aber nicht entschließen, sie als echte Kerne anzusprechen. Ueber ihren Ursprung äußert er sich nicht [1].

Marie Loyez (1908) schließt sich daher ihm an, wenn auch sie in einer kurzen, aber sorgfältigen Studie, die „Die Blochmannschen Kerne" zum ausschließlichen Gegenstand hat, zu der Ueberzeugung gelangt, daß dieselben keine Kerne darstellen, sondern dem Plasma zuzurechnende Sekrete von flüssiger oder körnchenartiger Beschaffenheit, die etwas Chromatin führen und unter dem Einfluß der Fixierungsflüssigkeiten in einer Kerngerüste vortäuschenden Weise koagulieren. Produziert wird dieses Sekret von den Follikelzellen, dem Eikern und zum geringeren Teil von den Nährzellen. Sie leugnet also ebensowohl einen Knospungsprozeß am Eikern als auch das Einwandern fertiger somatischer Kerne, sei es aus dem Verband der Nährzellen oder des Follikels.

Als Material dienten ihr Bombus hortorum, terrestris, muscorum, lapidarius, Vespa germanica und crabro, Xylocopa violacea. Loyez führt als Beweis gegen die Kernnatur an, daß, wenn auch die größeren

[1]) Wenn Marshall angibt, daß Paulke auch die Blochmannschen Kerne bei der Biene beobachtete, so ist das nicht richtig; sie sind ihm merkwürdigerweise entgangen.

Bläschen sehr kernähnlich seien, doch alle Uebergänge von solchen zu kleineren führten, die ganz den Eindruck machten, als ob lediglich der Inhalt einer kleinen Vakuole koaguliert sei. Ferner mache schon die große Zahl der Pseudokerne es unmöglich, daß sie — wie Groß wolle — Follikelkerne darstellen oder — gemäß der Blochmannschen Auffassung — alle von dem einen Eikern stammten, den sie noch dazu oft an Größe überträfen. Ferner unterscheiden sie sich strukturell von den Follikelkernen, auch ihre Verschiedenheit vom Eikern sei nicht weniger auffallend, welch letzterer meist eine zentrale verklumpte Chromatinmasse enthalte, die den Pseudokernen fehle.

Die genetischen Beziehungen zum Follikelepithel erhärtet Loyez durch die häufige oberflächliche Lage der Bläschen. Manchmal beobachtet sie auf Schnitten einen direkten Uebertritt geformter Substanzen aus den Follikelzellen in das Ei, ja bei Bombus könne man Fäden des „Kerngerüstes“ der Blochmannschen Kerne in Zusammenhang mit den Plasmafäden der Follikelzellen beobachten und wo die Vakuolen noch klein sind, könne man die jeweilige Zugehörigkeit zu je einer Follikelzelle konstatieren.

Hinsichtlich der Beteiligung des Eikernes schreibt sie, daß man zu Beginn des Eiwachstums „leicht einen Chromatinaustritt beobachten kann“. Das Plasma ist dann beladen mit Körnern, die sich ganz wie die Chromatinkörner des Kernes färben. Später umgeben diese sich mit einer Vakuole, in der, wenn sie größer geworden ist, die merkwürdigen Niederschlagsbilder erscheinen. Die Angaben Blochmanns werden bestätigt, daß die Dotterkugeln lange vor der Degeneration der Pseudonuklei auftreten, der sehr späten Degeneration derselben geht eine synapsisähnliche Verklumpung ihres Inhalts voraus, von der alle Uebergänge zu homogenen Dotterkugeln führen.

Verdienstlich an der Untersuchung ist auch, daß Loyez zum erstenmal das färberische Verhalten der Gebilde studiert hat; sie nehmen vor allem die basischen Farbstoffe auf, schwärzen sich sehr stark mit Eisenhämatoxylin, die Pseudonukleolen in ihnen sollen gewisse Plasmafarben festhalten; Beziehungen zu Fetten bestehen keine, ebensowenig zu Mitochondrien, denn bei Bendafärbung verhalten sie sich wie die echten Kerne. Ueber eine eventuelle Teilungsfähigkeit der Bläschen berichtet Loyez nichts, obwohl

sie solche mit scharf abgesetzten Knospen beschreibt, die den Gedanken an eine solche wohl keimen lassen könnten.

Obwohl durch diese Arbeit der Groß-Brunellischen Auffassung der Boden scheinbar entzogen scheinen mußte, kommt Govaerts 1913 wieder zu dem Schluß, daß doch die zwischen den Nährzellen eingekeilten Follikelzellen in das Ei einwandern. Es ist dies aber offenbar auf eine falsche Deutung der Loyezschen Angaben zurückzuführen, an die er sich völlig anlehnt. Denn er schreibt: „Ce qui est certain, c'est que, comme le signalait déjà Mlle Loyez, dans l'ensemble des noyaux de Blochmann qui occupent la périphérie de l'ovocyte, la grande majorité sont bien des „pseudonoyaux", mais que probablement quelques-uns sont des noyaux des cellules folliculeuses de la chambre nourricière entrainés par le courant plasmatique. Il est de toute vraisemblance que ces noyaux, dont la colorabilité affaiblie indique déjà une tendance à la dégénérescence au moment où ils pénètrent dans l'ovocyte, n'y jouent plus aucun role actif." Tatsächlich nimmt Loyez nur eine Entstehung der „Pseudokerne" aus Nährzellsekret an, nicht eine Einwanderung von Follikelkernen. Auch Govaerts liefert keine Beweise dafür. Mitochondrien beobachtet er in den Nährzellen und im Ei, besonders an dessen Oberfläche, so daß sich hier die Kerne mit ihnen mengen.

Das gleiche Jahr bringt noch eine sehr umfangreiche Untersuchung von Pantel, aus deren Figuren zu entnehmen ist, daß auch bei Dipteren ganz ähnliche Strukturen vorkommen (z. B. bei Gymnosoma, Carcelia, Fausta), während alle sicheren Angaben bisher sich auf Hymenopteren bezogen. Der Autor geht aber auf die Dinge nicht weiter ein.

Dies war der Stand der Literatur, als meine kurze erste Mitteilung über die Blochmannschen Kerne erschien (1913). Eine größere Uneinigkeit der Autoren kann man sich nicht leicht denken. Die einen erklärten die Gebilde für echte Kerne, die anderen für Plasmastrukturen, eine Partei erklärt sich für ein Einwandern somatischer Kerne, eine andere für eine Knospung am Eikern, eine dritte spricht von Sekreten, die mehr oder weniger chromatischer Natur sind. Der eine Autor hält die Dinge für wichtige, den Kern entlastende Strukturen, dem andern scheinen sie sehr nebensächlicher Natur. Mir begegneten die Blochmannschen Kerne zum erstenmal beim Studium der ja auch von Blochmann zum erstenmal beobachteten Camponotus-Symbionten schon vor einer Reihe

von Jahren; aber seitdem haben mir die merkwürdigen Bilder, die sich da bieten, nicht mehr los gelassen. Da ich mich bald von ihrer echten Kernnatur ebenso fest überzeugte, wie davon, daß keine Follikelkerne einwandern, schien sich mir hier eine besonders günstige Gelegenheit zu bieten, eine Reihe wichtiger Fragen der Zellenlehre zu beantworten. Meine ersten Eindrücke legte ich in der erwähnten vorläufigen Mitteilung (1913) nieder. Ich betonte damals vor allem die Kernnatur und bezeichnete sie als trophochromatische Karyomeriten, da ich einmal beobachten konnte, daß die Chromosomen jedesmal im Eikern vereinigt blieben und die Blochmannschen Kerne nur funktionelles Chromatin führten und andererseits zu der ursprünglichen Blochmannschen Auffassung einer Kernknospung neigte. Besonders waren es Bilder, die ich bei einer Ichneumonide fand, wo die ersten Kernchen noch im innigsten Verband mit dem Eikern standen, die ich nicht anders deuten konnte. Weiterhin erkannte ich die wohl schon bei Blochmann zwischen den Zeilen zu lesende selbständige Vermehrungsfähigkeit der neuen Kerne durch Teilung und Knospung und sprach mich für einen beträchtlichen funktionellen Anteil derselben bei der Dotterbildung aus. Für die Chromidienlehre in ihrer Anwendung auf die Metazoenzelle schienen mir meine Beobachtungen eine wesentliche Stütze darzustellen.

Seitdem habe ich, wenn auch durch andere Arbeiten oft lange abgehalten, noch ein ansehnliches Beobachtungsmaterial gesammelt, das, wie ich gleich hier betonen will, in manchem meine ursprüngliche Auffassung abänderte, meine Ueberzeugung, daß es sich um echte, aber chromosomenfreie Kerne handle, aber noch festigte. Dadurch, daß ich eine sehr große Anzahl von Objekten heranzog, glaube ich einen festeren Boden für die Schlußfolgerungen gelegt zu haben, als das bei Berücksichtigung einer oder einiger Formen der Fall sein konnte. Eine gründliche vergleichende Forschungsweise allein birgt meiner Meinung nach die Möglichkeit, auf einem Gebiet, das wie das vorliegende eigentlich eine mikrochemische Untersuchungsmethode erheischte, auch mit morphologischer Betrachtungsweise Ersprießliches zu leisten, und der kurz gefaßten Einzeluntersuchungen mit weitgehenden Schlußfolgerungen besitzen wir, glaube ich, schon gerade genug. Darum soll auch dieser ersten vergleichenden Eistudie eine weitere, in Vorbereitung befindliche folgen, die dem vorliegenden verwandte Fragen behandelt.

Nachzutragen ist noch, daß seit 1913 noch eine Arbeit sich

mit den Blochmannschen Kernen befaßt; Hegner beschreibt 1915 dieselben bei Camponotus, nachdem meine auf dieses Objekt sich beziehenden Figuren schon einige Jahre gezeichnet waren. Ueber seine Vorgänger kommt er in dieser Untersuchung auch nicht hinaus. Obwohl er hunderte von jungen Stadien beobachtete, konnte er den Ursprung der „secondary nuclei“ nicht genau bestimmen. Er hält sie aber doch für Kerne, denn er meint, man könne die Erscheinung für eine Art frühzeitiger Diminution erklären. „The function and fate of the secondary nuclei cannot be stated with any degree of certainty.“ Interessanter sind seine Beobachtungen am Ei von Apanteles glomeratus, das wie das vieler verwandter kleiner parasitischer Formen (Chalcididen) nur eine geringe Größe erreicht; die Kernchen durchsetzen hier ausschließlich die vordere Hälfte des Eies, scheinen Beziehungen zum Eikern zu haben und schwinden rasch wieder. Bei Ageniaspis, Encyrtus und anderen kleinen Hymenopteren aber fehlen entsprechende Strukturen ganz (Silvestri, Martin (1914), Hegner). Auch in dem kleinen Rhodites-Ei (Rhodites ignota) fanden sich sekundäre Kerne.

Soweit die Angaben der Literatur über unser Objekt. Wir werden sie, nachdem wir unsere eigenen Beobachtungen dargelegt haben, noch mehrfach heranziehen müssen, um sie mit diesen in Beziehung zu bringen. Zunächst aber sollen dieselben unabhängig von den Anschauungen der früheren Bearbeiter geschildert und geprüft werden. Die Reihenfolge, in der ich die Ovogenese der untersuchten Tiere nun vortragen will, ist keine streng systematische, wenn auch im allgemeinen die einzelnen Gruppen im Zusammenhang bleiben werden, sondern ist durch die verschiedenen Erscheinungs- bzw. Entstehungsformen der akzessorischen Kerne bedingt.

Die Untersuchung wurde im Frühjahr 1916 abgeschlossen und seitdem keine textliche Veränderung mehr vorgenommen. Ihr Druck verzögerte sich durch die kriegswirtschaftlichen Schwierigkeiten der Zeit. Ein Teil derselben wurde beseitigt, indem die Kgl. B. Akademie der Wissenschaften die Güte hatte, die Herstellung der Tafeln durch einen namhaften Zuschuß zu erleichtern. Für ihr Entgegenkommen spreche ich ihr auch an dieser Stelle meinen Dank aus.

II. Eigene Untersuchungen.

1. Sphegiden (Taf. I, II).

Als Vertreter der Sphegiden wählte ich Solenius vagus L., eine Form, die einer Untergattung von Crabro angehört. Zunächst seien die Verhältnisse der Nährzellen näher geschildert und dann erst auf die Entwicklung der Eizelle eingegangen.

Nährzellen. Die jüngsten, in meinen Präparaten vorhandenen Nährzellen besitzen noch einen einzigen Nukleolus, der mehr oder weniger in der Mitte des Kernes liegt. Das Liningerüst, das durch den Nukleolus etwas zentriert sein kann, enthält nur spärliche kleinste Chromatingranula eingelagert. Im Plasma, das lediglich eine schmale Zone um den Kern darstellt, findet man mit Eisenhämatoxylin sich stark schwärzende basichromatische Einschlüsse. Sie bestehen anfangs aus wenigen runden oder ovalen Tropfen, nicht ganz von der Größe des Nukleolus, und sehr kleinen Körnchen, die beide der Kernmembran anliegen. Die zunächst runde Gestalt des Nukleolus weicht bei weiterem Wachstum rasch einem unregelmäßigen Körper, der bereits die Vermehrung des anfänglichen Nukleolus andeutet. Es entstehen durch Zerfall zwei, drei und mehr Nukleolen, die nach der Peripherie zu rücken (Fig. 1—5, Taf. I). Eine zentrifugale Substanzabgabe in Gestalt kleiner Körnchen wird auch schon zu Zeiten, wo nur ein Nukleolus vorhanden, durch dessen morgensternähnliche Gestalt verdeutlicht. Gleichzeitig mit dem Anwachsen von Zelle, Kern und Nukleolarsubstanz geht eine Anreicherung der Plasmaeinschlüsse. Diese besetzen stets die ganze Oberfläche des Kerns, rücken nun aber auch von dieser weg in das Plasma selbst bis an die Außenschicht der Zelle, wobei charakteristische Abgabebilder auftreten. Der Kernmembran sitzen, oft noch auf einem flachen Sekretsockel, gestielte Tropfen auf, die wieder ihrerseits Tröpfchen bilden können, die dann gerne in einer zur ersten senkrechten Achse stehen. Nicht selten zieht sich die Kernmembran an solchen Stellen zu einem spitzen Zipfel aus, der in die Sekretsubstanz direkt überzugehen scheint, so daß Bilder entstehen, wie sie Derschau von den Zusammenhängen pflanzlicher Kerne mit Pyrenoiden gegeben. Fig. 7, Taf. 1 veranschaulicht einen solchen Zustand. Zu dieser Zeit ist der Durchmesser des Nährzellkernes etwa auf das Fünffache unseres Ausgangsstadiums an-

gewachsen. Deutlich ist von nun an eine Sonderung der Plasmaeinschlüsse dahin zu erkennen, daß die der Membran unmittelbar anliegenden Substanzen bei Flächenansicht ein feines Netzwerk darstellen, das aus feinen Körnchenreihen und Fädchen zusammengesetzt ist, während die abgewanderten Massen zunächst grobe, mannigfach gestaltete Schollen und Brocken darstellen. Die erstere Struktur bleibt auch während des weiteren gewaltigen Wachstums des Kernes ziemlich unverändert, nur hält sie mit diesem Schritt in ihrer Vermehrung und bedeckt ihn allseitig stets in annähernd der gleichen Dichte in ganz geringem Abstand von der Membran. Die letztere ist die veränderlichere. Vor allem ist ihr Verhalten in den einzelnen Zellen nicht ganz das gleiche. Es tritt eine Verschiedenheit in der Funktion und damit dem morphologischen Bild der einzelnen Komponenten des Nährzellkolbens ein, auf die wir bei den verschiedenen Objekten immer wieder gestoßen sind und die sich auch hier in mehreren Punkten deutlich bekundet.

Die Intensität des Wachstums der einzelnen Zellen ist — wie wir später sehen werden, ganz ähnlich anderen Hymenopteren — zeitweise verschieden, indem anfangs die proximalen Zellen einen beträchtlichen Vorsprung besitzen, die Gestaltung der Kerne nicht minder. In einem Nährverband, dessen Ei etwa halb so lang ist wie die Nährzellgruppe, sind die Nährzellkerne, die mehr eiwärts liegen, noch rund oder oval, wie die bisher kennengelernten, in der mehr distal gelegenen Hälfte aber beginnen sie eckig und ausgebuchtet zu werden, wie in Fig. 10. Während des weiteren Wachstums steigert sich dieser Gegensatz noch beträchtlich, indem die erstere Kernsorte ziemlich unverändert bleibt (Fig. 11—13), während die letztere, wenn auch nicht typisch verästelt, so doch hochgradig polymorph sich lebhaft bewegenden Amöben gleicht, ein Zustand, der erst sehr spät, wenn das Ei schon reich mit Dotter gefüllt ist, auch proximal sich noch einstellt. Ferner ist, wie gesagt, der Charakter der Sekretion ein verschiedener. Stets ist das Plasma der vom Ei entfernten Zellen reicher mit Einschlüssen versehen. Fig. 6—10 entstammen dieser Zone, Fig. 11 findet sich im gleichen Kolben weiter hinten. Hier hat die Sekretion nie so heftig eingesetzt, die runden, vom Kern abgewanderten Tröpfchen sind nur spärlich im Plasma zu finden und die Neubildung ist sichtlich eine sehr wenig intensive (vgl. hiezu auch Fig. 2, 4 und 6 auf Taf. II). In der oberen Region aber hat sie sich zu der schon erwähnten Brockenbildung gesteigert. Erst in

alten Eiverbänden schwinden diese auch hier und machen regelmäßig runden Tröpfchen Platz, die aber immer noch von der Rindenschicht um den Kern neu abgegeben werden und stets hier zahlreicher bleiben als in Einähe.

Helle, unscharf begrenzte leere Stellen im Plasma dürfen wir wohl nach Analogie mit anderen Objekten sicher als von einer fettartigen, aber ausgewaschenen Substanz erfüllt gewesene Räume ansehen. Auch in ihrem Auftreten unterscheiden sich beide Zonen, indem sie zuerst eiwärts entstehen und allmählich sich nach oben ausbreiten. Damit ist aber die Schilderung der verschiedenen Plasmaeinschlüsse noch nicht erschöpft. Neben dem basichromatischen Sekret, das am Kern auftritt und in Form runder Tröpfchen sich von diesem weg in das Plasma begibt, sich mit Safranin nach vorausgegangener Fixierung mit Flemmingschem Gemisch intensiv färbt und ebenso vom Eisenhämatoxylin geschwärzt wird, und neben der eben erwähnten fettartigen Substanz finden sich drittens längere und kürzere, zartere und dickere fibrillenähnliche Fädchen, die ebenfalls sehr safraninophil sind (Fig. 12, 13 usw. Taf. I). Gelegentlich kann man sie hier und bei vielen anderen Hymenopteren auch im Innern des Kernes antreffen.

Viertens führen die Nährzellen kleine Körnchen, die in dichten Massen bei Eisenhämatoxylinfärbung als blasse Granulationen erscheinen und so leicht von den intensiv gefärbten, weniger zahlreichen, dafür aber fast durchweg größeren basichromatischen Tröpfchen zu unterscheiden sind. Auch ohne hier spezifische Mitochondrienfärbung angewandt zu haben, dürfen wir auf Grund der Angaben Govaerts (1913) diese Gebilde wohl sicher als Mitochondrien bezeichnen. Bei gewöhnlichen Fixierungsmitteln treten sie nicht gleichmäßig in die Erscheinung, auf unseren Figuren der Nährzellkerne sind sie nicht mit eingetragen. Eine weitere fünfte Sorte von Einschlüssen aber ist auf verschiedenen Zeichnungen zu erkennen, runde, wechselnd große, bald blasse, bald besonders in der Randpartie stärker gefärbte Kugeln, die sich vor allem in den Nährzellen finden, gelegentlich auch im Ei, und über deren Natur ich nichts aussagen kann.

Der interessanteste Zellbestandteil, den wir nun noch zu besprechen haben, ist unstreitig der Nukleolarapparat. Wir haben gesehen, daß der anfänglich in der Einzahl vorhandene Nukleolus

in einige wenige zerfiel. Das Wachstum der Kerne ist weiterhin mit einer außerordentlichen Vermehrung der Nukleolen und der Gerüstsubstanz verbunden, während die der letzteren eingelagerten chromatischen Partikelchen keine große Rolle spielen. Die Nukleolen zerschnüren sich immer aufs neue und die Tochternukleolen rücken auf einen gewissen Abstand auseinander, so daß stets das Liningerüst gleichmäßig von ihnen durchsetzt ist. Man wird das wohl am besten mit ähnlichen Annahmen erklären wie die regelmäßige Einordnung vieler Polstrahlungen in ein Zellgrenzen entbehrendes Plasma. Der Stoffwechsel der einzelnen Nukleoli wird einen gewissen Umkreis im Kern beherrschen, der durch ihre Größe bedingt und bestrebt ist, Kugelgestalt anzunehmen; hiedurch wird aber ein Grad von gegenseitiger Nukleolenabstoßung entstehen, der sie auseinanderhält. Derartige könnten auch die Kräfte sein, die die Teilprodukte eines Nukleolus auseinanderbewegen.

Bei stärkerer Differenzierung offenbart unter Umständen schon der ursprüngliche eine Nukleolus einen komplizierteren Aufbau. Einer blasser färbbaren Grundsubstanz sind mannigfach wechselnde, tief färbbare Granulationen oder, wie wir gleich — die mikrochemische Analyse vorwegnehmend — sagen können, einer oxychromatischen, also wie das Linin sich färbenden Masse sind basichromatische Stoffe vorgelagert. Diese Sonderung wird während des ganzen Lebens der Nukleolen bei geeigneter Färbung aufrecht erhalten, im einzelnen sind die sich bietenden Bilder aber außerordentlich wechselnde Momentaufnahmen aus einer Kette von Stoffwechselvorgängen, die uns zurzeit noch unbekannt sind. In jüngeren Nährzellen (Fig. 8, 9), in denen die Nukleolen auch umfängliche wurst- oder bandförmige, sich zerschnürende Gebilde darstellen können, ist häufig eine diffuse Durchsetzung der achromatischen Substanz mit vielen chromatischen Körnchen zu beobachten; daneben aber weisen die kleineren Nukleolen schon die in der Folge zunächst überwiegende Gestalt auf, indem sie im Zentrum durch ein stark färbbares Korn ausgezeichnet sind und ihrer Oberfläche eine Anzahl Körnchen eingelagert ist (Textfig. 1 a—o). Diese Körnchen liegen mit Vorliebe dort, wo Lininfäden an dem mehr oder weniger runden Nukleolus aufsitzen und ragen gerne über ihn hinaus, so daß zackige Umrisse entstehen. Dieser Zustand ist aber ein sehr variabler. Daneben finden sich Bilder, die die randständigen Körnchen ganz oder stellenweise zu einer Hülle zusammengeflossen zeigen; das Korn

im Inneren kann sehr groß sein (Textfig. 1 f, i); es können mehrere in ihm liegen, die Grundsubstanz kann einmal nahezu homogen erscheinen, ein andermal deutlich wabig gebaut sein (Textfig. 1 l, o), wobei die Granula dann stets die Wabenkanten und -Ecken einnehmen. Gelegentlich trifft man auch nur eine einzige größere Vakuole.

Die Vermehrung, die ja eine außerordentliche ist, geschieht durch Teilung, Knospung und wohl auch simultanen Zerfall in mehrere Nukleolen. Die Teilung kann eine sehr regelmäßige sein,

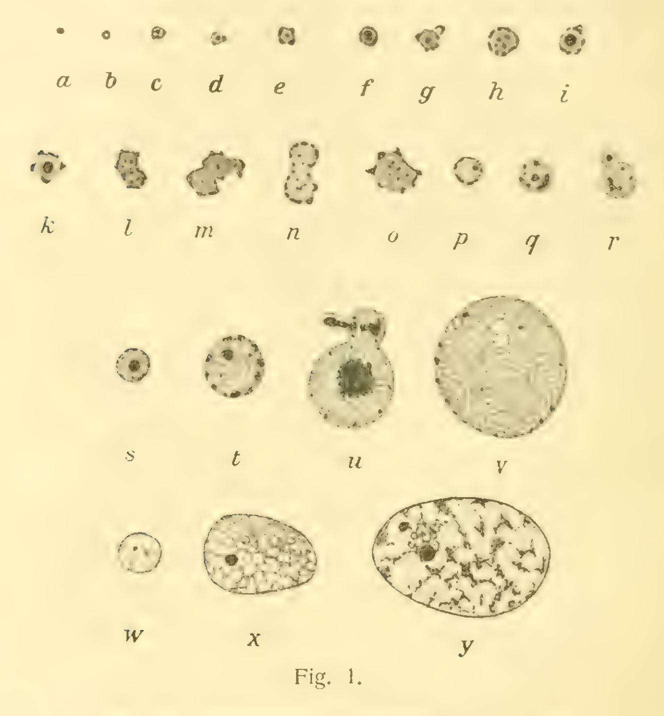


Fig. 1.

indem die Kugel sich hantelförmig einschnürt, die beiden Tochternukleolen in gleicher Weise peripheres Chromatin und je ein oder mehrere zentrale Körner führen (Textfig. 1 l, n; Taf. 1 in Fig. 10 und 12). Zum Schluß tritt eine quere auch chromatinhaltige Brücke auf und die Teile bewegen sich auseinander. Knospung tritt auf, indem sich ein peripheres Korn mit einem kleinen Anteil Grundsubstanz loslöst (Textfig. 1 g). Die Teilung kann mit Knospung verquickt sein, wenn vor der Trennung der Tochternukleolen der eine schon wieder eine Knospe gebildet hat (Textfig. 1 m) und weiter können auch in älteren Kernen sich größere Nukleolen-

verbände zeigen, die an mehreren Stellen Anzeigen eines bevorstehenden Zerfalls aufweisen. Es finden sich aber auch Nukleolenzustände, die sich nur so deuten lassen, daß rundum gelegentlich die peripheren Körner zunächst noch mit einem Fädchen verbundene Tochterkörner abgeben, aus denen dann neue Nukleolen sich entwickeln. Einen sichtbaren Anteil an achromatischer Substanz bekommen sie nicht mit, aber sie tragen die Fähigkeit in sich, solche zu entfalten. Die Entwicklungsgeschichte eines solchen „embryonalen" Granulums gibt die Figurenreihe a—e (Textfig. 1) wieder, so wie sie eben aus den nebeneinander im Kern vorkommenden Zuständen erschlossen werden muß. Das Granulum wächst und differenziert im Inneren achromatische Substanz, die wir von nun an als Plastin bezeichnen wollen, wobei wir wegen der Rechtfertigung der Bezeichnung auf später verweisen; das Chromatin umhüllt diese anfangs allseitig, mit dem weiteren Wachstum tritt sie aber stellenweise frei zutage. Zentrale Körnchen entstehen im Innern und ein Nukleolus wie Fig. 1 e ist bereits teilungs- oder knospungsfähig. Wir erleben eine Hand in Hand gehende Vermehrung der beiden Substanzen, wobei es den Anschein hat, daß die chromatische die Bildungsmöglichkeit der achromatischen involviert, ein Punkt, auf den wir noch öfters werden zu sprechen kommen.

Auf älteren Stadien neigen die Nukleolen dazu, eine mehr bandförmige Gestalt anzunehmen (Fig. 15 und 16 auf Taf. 1 zeigen sie uns so), eine Form, die ja auch sonst in ähnlichen Kernen, wie zB. in Spinndrüsenkernen der Insekten zur Beobachtung gelangte. Entfärbt man sie genügend, so zeigt sich, daß sie dann mehrwertige Gebilde darstellen; quere Chromatinbrücken trennen die einzelnen eigentlichen Nukleoli mit meist je einem zentralen Korn.

Das Liningerüst der Kerne ist nicht frei von granulären Einlagerungen. Wir haben das schon anfangs erwähnt; sie lassen sich noch weiterhin erkennen; der Eisenhämatoxylinextraktion halten sie jedoch lange nicht so sehr stand, wie die Chromatingranula in den Nukleolen; schon das spricht dagegen, wenn man etwa Stadien wie in Fig. 11, Taf. 1 so deuten wollte, daß hier die Nukleolen das Liningerüst mit Chromatinkörnchen beschicken. Auch unterscheiden sich die jüngsten Nukleolen (Textfig. 1 a) durch das zähere Festhalten der Farbe deutlich von sonstigen Körnchen im Kern.

Die mikrochemische Analyse bestätigt zunächst, daß die Nu-

kleolen aus einer achromatischen Basis und chromatischen Einlagerungen bestehen. In der Differenzierung gelungene Safranin-Lichtgrünpräparate zeigen die bei starkem Eisenhämatoxylin blassen Teile grün, oxychromatisch und die hiebei schwarzen Teile leuchtend rot, wie das safraninophile Sekret; lediglich mit Boraxkarmin gefärbte Schnitte besitzen entsprechend teils blaßrosa, teils rot gefärbte Nukleolen. In Safranin-Lichtgrünpräparaten werden ferner nur Nukleolen basichromatisch gefärbt, das gesamte Kerngerüst, in das die Chromosomen eingegangen sind, wird grün; nur auf ganz jungen Stadien nimmt es noch Safranin an. Da wir die gleiche Erscheinung auch beim Eikern beobachten werden, kommen wir später noch auf diesen Reaktionsumschwung zu sprechen, der nun schon mehrfach beschrieben wurde, nachdem zuerst Jörgensen mit Nachdruck auf ihn hingewiesen hatte.

Auch beim Studium der Nukleolen lernt man eiwärts gelegene Kerne von den distal gelegenen unterscheiden. Sie erreichen früher den definitiven Habitus ihres Aufbaues. Die Nukleolenvermehrung schreitet schneller fort, ihre Gestalt ist mehr eine gleichförmig runde, wenn weiter oben noch plumpe Klumpen sich finden, in der Gesamtmasse stehen sie aber, soweit sich schätzen läßt, wohl diesen gegenüber zurück. Wir erinnern daran, daß ja auch die sekretorische Tätigkeit distal besonders anfangs eine entschieden intensivere ist als proximal dem Ei[1]). Später gleicht sich die Zahl und Gestalt der Nukleolen zwar aus, ähnlich wie die Verschiedenheiten in den Umrissen der Kerne, aber in einer Hinsicht unterscheiden sie sich auch weiterhin.

Die interessanten Prozesse, in deren Schilderung wir nun eintreten, und derenwegen wir auch bisher den Nukleolen so viel Aufmerksamkeit geschenkt haben, laufen nur in den dem Ei zunächst liegenden Nährzellen ab. Zu einer Zeit, wo die Eifernen Nährzellkerne schon vielgestaltig, die proximalen aber noch annähernd rundlich sind, findet man in ihnen nicht selten Nukleolen, die in die bisher geschilderte Reihe nicht hineinpassen (Taf. 1, Fig. 11). Sie sind größer als die meisten anderen und haben sichtlich ihre Beziehungen zum Liningerüst geändert. Dies

[1]) Eine für sehr viele Hymenopterienovarien sich bestätigende Differenz innerhalb der Nährzellkerne besteht auch in ihrem Verhalten den Fixierungsflüssigkeiten gegenüber. Die proximalen neigen wenigstens zu gewissen Perioden außerordentlich zu Schrumpfungen, hier vor allem, wenn das Ei den halben Längendurchmesser des Nährkolbens besitzt.

äußert sich in einer sehr regelmäßigen runden Kontur, über die keine Chromatinteilchen hervorragen und darin, daß streckenweise die Lininfäden gar nicht mehr herantreten, sondern in einigem Abstand von ihnen sich durch quere Züge vereinigen, so daß der bisher im Gerüst aufgehängte Nukleolus nun in einer mit Enchylem gefüllten Wabe schwebt (in Fig. 11 nur einer am linken Rand des Kernes). Der wabige Bau der achromatischen Substanz tritt gewöhnlich recht deutlich hervor, das Chromatin ist meist ähnlich wie bei den gewöhnlichen Nukleolen an der Oberfläche in Form von Körnchen oder einer zusammenhängenden Lage zu finden, im Innern in Gestalt eines oder einiger Granula, kann aber auch in kleinen Bläschen recht spärlich vertreten sein (Fig. 16, Taf. 1). In der Folge wird die Aehnlichkeit mit den Nachbarnukleolen aber immer geringer. Vor allem ist daran schuld, daß die Gebilde immer mehr anwachsen. Neben den ersten Entstehungsstadien können sich alle Uebergänge bis zu mächtigen runden Gebilden vorfinden, wie sie Fig. 13 und 14 (Taf. 1) enthalten. Es vermehrt sich hiebei achromatische Grundsubstanz und Chromatin. Durch Flüssigkeitsaufnahme wird der wabige Bau der ersteren immer deutlicher, die Flüssigkeitsräume wesentlich größer, einige besonders angeschwollene Vakuolen treten vielfach auf. Das Chromatin behält seine Neigung zur Oberfläche bei, das Innere bleibt ziemlich arm daran, vereinzelte Körnchen und Tröpfchen finden sich aber auch. Die Isolation der Gebilde vom Liningerüst durch einen Enchylemmantel ist meist sehr deutlich; liegen zwei nahe beisammen, so trennt sie oft nur eine ganz dünne Lininscheidewand (Fig. 14, Taf. 1).

Schon von Anfang an tritt der geschilderte Vorgang besonders in der Nähe der Membran auf, manchmal im ganzen Umfang des Kernes, manchmal nur an der eiwärts gelegenen Seite desselben (letzteres ist in Fig. 16 in hohem Maße der Fall). Diese Zelle ist so zu orientieren, daß die rechte Langseite dem Ei anliegt. Oft kommt es dabei vor, daß das Bläschen der Membran dicht anliegt (Fig. 14, 16 z. B.), was sich dahin steigern kann, daß eine Strecke weit seine Wandung mit dieser zusammenfällt (Fig. 13 bei 2 Bläschen). Es kann dadurch etwa die Form eines Difflugiengehäuses bekommen. Die Tendenz der Ausgangsnukleolen, sich durch Teilung und Knospung zu vermehren, ist diesen Gebilden nicht ganz verloren gegangen. Regelrechte Zweiteilung habe ich allerdings nicht beobachten können, jedoch hin und wieder Knospungen. In Fig. 13 sind

solche wiedergegeben (auch Textfig. 1, r, u). Sie ähneln im Grunde ganz den an den Nukleolen schon beschriebenen. Achromatische Substanz und in diese eingelagerte Chromatinteilchen schnüren sich ab und ganz wie bei diesen kann an der ersten Knospe gleich wieder eine zweite entstehen, wobei es sogar beiderseits sich ereignet, daß die zweite Knospungsachse in einem mehr oder weniger rechten Winkel zur ersten steht (vgl. Textfig. 1, m mit n, g mit r). Die Bilder unterscheiden sich aber vor allem durch die scharfen Begrenzungen bei den letzteren, die auf die Ausbildung einer zarten Membran zurückzuführen sein dürften. Textfig. 1, p—f verdeutlichen den ganzen Entwicklungsgang dieser Gebilde. Was die Zahl der in einem Kern sich derartig umwandelnden Nukleolen anlangt, so schwankt diese gar sehr. Es können sich in einem Kern nur ein, zwei finden oder auch 15—20. Das dürfte aber das Höchste sein, was gleichzeitig wenigstens vorkommt. Bei unseren Bildern sind meist mehrere Schnitte bezüglich der Bläschenbildung kombiniert; auch geht sie nicht in jeder geeignet gelegenen Nährzelle eines bestimmten Alters vor sich, sondern scheint, wenn auch im ganzen häufig, in einem Nährzellverband auch einmal ganz auszubleiben.

In den Zellen nun, deren Kerne sie enthalten, und nur in diesen, finden sich im Plasma neben dem eigentlichen Nährzellkern mehr oder weniger zahlreich weitere verschieden große Kerne. Sie liegen stets dem Nährzellkern ziemlich nahe und zwar immer dort, wo auch im Kern die eben geschilderten Gebilde sich entwickeln. Dies zeigt Fig. 14 und 16 Taf. 1 besonders deutlich. Dis kleinsten dieser Kerne sind etwa so groß wie die jüngsten sich abweichend im Kern entwickelnden Nukleolen. Die größten kommen an Umfang den größten im Kern getroffenen Bläschen gleich (vgl. Textfig. 1, v mit y). Die strukturellen Unterschiede sind vielfach äußerst gering. Kleine Kerne im Plasma und Bläschen im Kern können sich völlig gleichen (Fig. 16), größere unterscheiden sich durch erhöhten Flüssigkeitsreichtum und dadurch, daß das Liningerüst meist weitmaschiger, aus gröberen Balken zusammengesetzt erscheint. Uebergänge zu engen Liningerüsten fehlen aber auch nicht (Textfig. 1 x); und unter den Bläschen im Nährzellkern sind auch solche mit lockerem Gerüst. Nukleoli finden sich 1—2, randständige Chromatinschollen besitzen die Kerne im Plasma nicht, aber auch die Bläschen im Kern haben sie vielfach teils ganz verloren, teils zu kleinsten Körnchen reduziert.

Die Zahl der im Plasma zu findenden Kerne ist fast immer geringer als die der Bläschen im Kern. In der Zelle der Fig. 16 finden sich sieben, diese sind aber aus mehreren Schnitten in eine Ebene verlegt worden. In keiner Insektennährzelle, die ja schon so vielen Untersuchern vorlag, sind bisher solche Kerne im Plasma und solche merkwürdigen auf Nukleolen zurückführbaren Gebilde im Zellkern beobachtet worden; und auch wenn wir uns sonst in der Metazoenzytologie umsehen, finden wir nichts den letzteren Vergleichbares. Die Kerne im Plasma aber könnten uns an die Blochmannschen Kerne der Eizelle erinnern. Es liegt nahe, an einen genetischen Zusammenhang beider Dinge zu denken und man könnte die Verhältnisse so deuten, daß sich hier im Nährzellkern aus einer kleinen Anzahl Nukleolen echte Kerne entfalten, die in wechselnder Größe denselben verlassen und in das Plasma übertreten können. Die färberischen Reaktionen beider Gebilde sind ganz die gleichen. Das Kerngerüst färbt sich beiderseits plasmatisch, die Nukleolensubstanz der Kerne im Plasma chromatisch, ebenso die dichten Strukturen in den Kernchen im Nährzellkern, deren unmittelbare Herkunft von der primären Nukleolarsubstanz der Zelle wir ja beschreiben konnten. Eine wichtige Konsequenz dieser Annahme wäre weiterhin, daß das Plastin der Nukleolen identisch ist mit dem Linin des Kernes, daß es direkt in dieses übergehen kann und daß nur ein verschiedener Grad der Flüssigkeitsaufnahme ihm den wechselnden Charakter einer homogenen oder nahezu homogenen Substanz und einer wabig (oder fädig?) differenzierten aufprägt. Im Laufe unserer Untersuchung werden wir weitere Belege für eine solche Annahme finden und im allgemeinen Teil zusammenfassend und im Verein mit schon Bekanntem diese zu stützen haben.

Zu denken gibt aber, daß ich einen direkten Austritt der Kerne in das Plasma bis jetzt nicht beobachten konnte. Die Zustände, die die beiden Kernmembranen eine Strecke weit als eine einzige erscheinen lassen (Fig. 13), lassen zusammen mit der Tatsache, daß sich außen und innen die Kerne stets eng benachbart sind, ein derartiges Vorkommen doch als wohl möglich erscheinen. Parallelen aus der Zytologie der Protozoen, auf die wir erst im allgemeinen Teil zu sprechen kommen können, würden sich auch dafür anführen

lassen. Natürlich ist ein solcher Durchtritt durch die Membran nur begleitet von einer lokalen, rasch wieder reparierten Zerreißung derselben zu denken. Auf die prinzipielle Frage nach der Möglichkeit eines Durchtrittes geformter Substanzen durch die Kernmembran werden wir noch später einzugehen haben.

Lehnen wir die Auswanderung aus dem Kern ab, so bleibt nur die Annahme, daß die Kerne im Plasma entstanden sind. Wir werden sehen, daß dies die Regel ist für die Blochmannschen Kerne; wenn wir deren Entstehungsweise im Plasma kennen gelernt haben, werden wir diese zweite Möglichkeit erst erörtern können.

Wir haben bisher die Drüsennatur der Nährzellen als selbstverständlich angesprochen und einen Teil ihrer Einschlüsse ohne weiteres als Sekrete bezeichnet. Es ist dies so allgemein die Ansicht der Autoren, daß sich eine Begründung fast erübrigt. Die Abgabe geformter Stoffe, die in den Nährzellen entstanden, an das Ei ist mehrfach unzweideutig beobachtet worden, aber ganz abgesehen davon spricht ja auch schon die Art, wie die beiden Zellsorten verbunden sind, klar für einen solchen Vorgang. Die Nährzellplasmen der Hymenopteren wie vieler anderer Insekten (Coleopteren, Blatta usw.) stehen durch besondere Lücken in der Zellgrenze in unmittelbarem Zusammenhang untereinander und mit dem Ei. Wiederholt wurden schon die frühen Entwicklungsstadien der Ei-Nährzellverbände beschrieben, aus denen hervorgeht, daß jeweils eine Ovogonie ihnen zugrunde liegt, deren Vermehrungsteilungen das Plasma nicht vollständig zerschnüren und so jene Kommunikationen ermöglichen (Giardina, Günthert, Nachtsheim, Maziarski, Govaerts). Die faserigen Bahnen, die bei vielen Formen die Lücken durchziehen und auch von den Nährzellen in das Ei eindringen, lassen sich hiebei auf veränderte Spindelfaserreste zurückführen (Dytiscus z. B.). In anderen Fällen sind solche Faserbahnen allerdings Neubildungen (so bei den Aphiden, Buchner); auf solchen Bahnen hat man zu allem Ueberfluß Sekretgranula im Leben in das Ei gleiten sehen (Günthert bei Dytiscus).

Wir können also die Nährzellen geradezu als Drüsenzellen bezeichnen, die im Gegensatz zu allen anderen nicht somatisches, sondern abgeändertes propagatorisches Zellmaterial darstellen. Damit werden sie aber auch zu einem Prüfstein der augenblicklichen Streitfragen auf dem Gebiet der Drüsenzytologie, wo sich bekanntlich in schroffem Gegensatz Forscher gegenüberstehen, von denen

die einen dem Plasma und seinen Strukturen, besonders den Mitochondrien, die führende Rolle zuerteilen und geradezu von einer merkwürdigen Untätigkeit des Kernes sprechen, die anderen demselben aber große Bedeutung zuschreiben, indem aus ihm bei der Sekretion Chromatin austreten soll, ja in ihm selbst sich Sekrete bilden sollen, die dann den Kern verlassen. Im Laufe unserer Untersuchung werden die dem Ei zugeführten Stoffe eine große Rolle spielen und wir müssen notwendig in dieser Frage, wenigstens für die Nährzellen, Klarheit zu bekommen suchen. Da dies aber nur geschehen kann, wenn wir die Verhältnisse bei verschiedenen Objekten unter Berücksichtigung der Befunde anderer Autoren vergleichen können, so sei diese Frage erst später diskutiert und zunächst — sie offen lassend — lediglich vom Nährzellsekret gesprochen.

D i e E i z e l l e. Die jüngsten Eizellen, die beobachtet wurden, sind schon wesentlich größer als die Nährzellen, die ihnen beigegeben sind. Es scheinen dies 15 an der Zahl zu sein, so daß wir annehmen dürfen, daß eine Ovogonie sich viermal teilt und so eine aus 16 Zellen gebildete Gruppe bildet, unter denen eine sich zur künftigen Eizelle entwickelt. Auf diese frühen Phasen der Eientwicklung einzugehen liegt unserer Aufgabe jedoch ferner. Die Differenzen, die zwischen Ei- und Nährzellen etwa in Fig. 2 Taf. 2 sich herausgebildet haben, sind schon ziemlich weitgehende. Was die vor allem in die Augen fallenden Größenverhältnisse betrifft, so wächst der Plasmaleib der Eizelle viel schneller als der der Nährzellen, während der Eikern sich nicht proportional vergrößert. Wohl wächst er anfangs etwas stärker als die Nährzellkerne, bleibt aber bald hiebei stehen und wird in der Folge von diesen gewaltig überflügelt. Darum wird der Größenunterschied beider Kernsorten sich noch mehr zugunsten des Eikerns steigern als in Fig. 2. Im Gegensatz zu den vielen kleinen färbbaren Partikelchen, die zu dieser Zeit den Nährzellkern besetzen, finden sich in der Eizelle von gleicher färberischer Beschaffenheit mehrere größere und kleinere rundliche und ovale Schollen weniger innig der Kernmembran angeschmiegt, die rasch sich vermehren, zu großen Kugeln werden, wie sie nie in den Nährzellen auftreten, und sich im ganzen Plasmaleib zerstreuen. Die Fädchen, die wir schon im Nährzellkern und im Nährzellplasma gelegentlich gefunden, treten auch hier schon frühe vereinzelt auf. Es fehlen also zu dieser Zeit wenigstens die Bilder, die für eine Beteiligung des Kerns bei der Bildung des Sekrets

sprechen, ganz oder fast ganz, denn nur verzeinzelte kleinste Körnchen liegen der Kernmembran dicht an. Wie wir sogleich noch sehen werden, ist auch der Zustand des Kernes keineswegs der eines sehr aktiven; vielmehr setzt sicherlich schon zu dieser Zeit die helfende Tätigkeit der Nährzellen ein. Die Kommunikationen derselben mit dem Ei sind bereits wohl entwickelt. Zunächst liegen sie noch ziemlich weit auseinander, anfangs oft an entgegengesetzten Stellen, später bildet das Ei nährzellwärts einen Zapfen, in den dann die Oeffnungen alle einmünden (vgl. hiefür Fig. 2, 4, 6, 7). Die innere Begrenzung des runden Loches wird mittels eines Ringes versteift, das Eiplasma an dieser Stelle besonders differenziert. Ein Stück, das die Form eines abgeschnittenen Kegels hat, erscheint dichter als die Umgebung (Fig. 4). Die basichromatischen Sekrettröpfchen im Nährzellplasma und im Eizellplasma liegen dort in nächster Nachbarschaft ohne trennende Grenzen und die Möglichkeit eines Imports ist jedenfalls bereits gegeben. Nur ist es, da wir an anderen Objekten uns noch überzeugen werden, daß schon außerordentlich frühe sicher endogenes Sekret auch in der Eizelle anzutreffen ist, recht schwer, zu dieser Zeit zu sagen, wieviel von den Körnchen bereits fremder Herkunft ist. Von der rechten Nährzelle in Fig. 4 wird z. B. in diesem Augenblick offenbar unmittelbar in das Ei hineinsezerniert, die großen Kugeln sind jedenfalls im Eiplasma derart herangewachsen, da sie sich nie im Nährzellplasma so groß finden. Da sie später in ihrer Entwicklung einen besonderen Weg einschlagen, könnten wir die Vermutung aufstellen, daß sie endogen entstanden sind und nur die kleineren Granula eingewandert sind. Aehnlich liegen die Dinge bei den Mitochondrien. Analoge Fälle gestatten uns anzunehmen, daß diese in den jungen Nähr- und Eizellen schon vorhanden sind und früher oder später ein Import von solchen in das Ei stattfindet.

Mit dem weiteren Wachstum treten basichromatische Tröpfchen ohne Zweifel in Menge in das Ei über. Schon Fig. 5 zeigt zahlreiche Granulationen und Fig. 6 spricht besonders beredt für eine solche Herkunft. Die Granula sind im Ei ganz charakteristisch angeordnet, sie zeigen nicht etwa Beziehungen zum Follikel, sondern von den Nährzellkommunikationen zieht ein anfangs schmaler Strom derselben in das Eiinnere, der sich nach hinten zu verbreitert und dort den ganzen Durchmesser des Eies einnimmt. Bei genauerem Zusehen unterscheidet man intensiv schwarze und blasse Granula,

die basichromatischen Granula und die Mitochondrien, wie sie nebeneinander auch in den Nährzellen vorkommen. Die groben Schollen aber haben sich nicht mehr vermehrt, sind auch kaum mehr gewachsen und wurden alle nach hinten verlagert. Auch von den erwähnten fibrillären Bildungen finden sich einige im Plasma, darunter eine besonders dicke. Von besonderer Bedeutung aber ist auf dem Stadium, daß etwa von der Eimitte an ein sehr großer Teil derKörnchen von einem scharf begrenzten kleinen hellen Flüssigkeitshof umgeben ist, derart, daß das Korn in der Mitte oder mehr peripher liegt. Es handelt sich dabei stets nur um safraninophile Granula, nicht um Mitochondrien, wie aus späteren Beobachtungen noch erhellen wird. Einige der Bläschen sind größer als die übrigen, in ihnen finden sich dann auch meist zwei Granula, die oft verschieden groß sind und die sich meist verschieden intensiv färben. Da die kleinsten Bläschen stets nur ein Korn führen, müssen wir schließen, daß mit dem Anwachsen des Bläschens auch dieses sich vergrößern und teilen kann. Nie haben die Sekretgranula bereits im Nährzellplasma solche Höfe.

Wenn die Eizelle zwei- bis dreimal so lang geworden ist, hat sich der schon erwähnte Zapfen gegen die Nährzellen zu gebildet. Er ist anfangs im Verhältnis zur Eigröße noch sehr stattlich. Von ihm zieht auch weiterhin der Strom von beiderlei Sekrettröpfchen in das Ei, aber er teilt sich nun derart in ihm, daß eine mittlere Region von annähernd zylindrischer Form und ebenso die Randpartien frei bleiben (Fig. 7). Durch diesen fortgesetzten einseitigen Strom in das Ei hinein müssen die diesem eingelagerten Granula in bestimmt gerichtete Bewegungen geraten, die wir an deren Lageveränderungen bis zu einem gewissen Grade ablesen können. Zunächst ist anzunehmen, daß an dem hinteren Pol des Eies eine Zone der Stauung entsteht, die zu einer Substanzanhäufung führt. Schon die Ansammlung der Bläschen auf jüngeren Stadien in der hinteren Eihälfte und die Tatsache, daß dorthin auch die groben Schollen verlagert wurden (Fig. 6), wies darauf hin, in Fig. 7 wird das noch deutlicher. Die letzteren sind nun allesamt ganz nach hinten verlagert und nehmen — z. T. zu plumpen Balken umgeformt — einen beschränkten queren Raum ein, ebendort sammeln sich aber auch an Zahl beträchtlich zunehmend die kleinen Bläschen; ein Teil von ihnen aber liegt ferne in einer schmalen Zone rund um das Ei, ziemlich dicht unter der Zellgrenze. Man kann sich wohl vorstellen,

daß bei der Stauung am hinteren Pol ein Teil der dort angehäuften Einschlüsse nach den Seiten und längs diesen nach vorne ausweicht, wo man ein wesentlich ruhigeres Plasma erwarten muß. Nährzellwärts rücken sie dabei bis in die Höhe des Eikernes, der dort, wo das Ei sich zum Zapfen zu verschmälern beginnt, dicht unter der Oberfläche, also wohl auch in einem ruhigen Winkel, liegt, in seiner unmittelbaren Nähe fehlen sie jedoch. Warum ein mittlerer Teil im Plasma sekretfrei bleibt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden; wir werden das noch öfters in ähnlicher Weise beobachten, z. B. auch bei der Anhäufung des Fettes im Hummelei; da eine dichtere zentrale Region, die den Strom zwingen könnte, sich so zu teilen, fehlt, bleibt das wahrscheinlichste, einen rein zentralen Zufluß von Stoffen, die durchaus flüssig und im Präparat unkenntlich sind, anzunehmen; denn daß es nicht allein die ohne weiteres zu beobachtenden geformten Teile sind, die von den Nährzellen dem Ei zugeführt werden, muß außer Zweifel stehen. Schon als bewegende Kraft für die geformten Teile, denen wir ja kaum aktive Bewegungskraft zuschreiben können, müssen wir einen solchen Zufluß postulieren.

Mit seinem weiteren Wachstum verändert das Ei seine Form zunächst insofern, als es relativ mehr in die Breite als in die Länge wächst und somit der Zapfen notwendig schärfer vom eigentlichen Ei abgesetzt werden muß. Wenn es etwa doppelt so breit geworden ist wie in Fig. 7, ist es nur um die Hälfte länger. Einem derartigen Stadium gehören Fig. 8 und 9 an, die einem Ei entnommen sind. Der Kern liegt nun, nicht mehr rund wie bisher, sondern länglich bohnenförmig an der vorderen queren Begrenzung, näher der Kante als dem Zapfen, von dem nur die Ansatzstelle wiedergegeben ist. Im hintersten Teil ist noch die gleiche starke Ansammlung der Bläschen vorhanden, sie sind jedoch vielfach etwas angewachsen; die seitlichen Randpartien des Eies erfüllen sie nun aber viel zahlreicher, stellenweise liegen sie in vier- und fünffacher Reihe hintereinander, streckweise allerdings auch nur in lockerer, einfacher Schicht. Den vorderen queren Teil aber, der ja auch dem bisher freien Teil entspricht, meiden sie immer noch fast ganz, nur liegen sie jetzt bis dicht an den Kern heran und greifen auch sonst ein wenig am Rand auf die vordere Eiseite über. In dieser vorderen Randzone sind sie besonders zahlreich und z. T. auch etwas größer als anderwärts. Der Zustrom von safraninophilen Tröpfchen, manchmal von ziemlich stattlicher Größe, dauert weiterhin an;

im Zapfen treffen wir sie genau in gleicher Beschaffenheit an wie im Nährplasma und weiter im Eiinnern. Die Mitochondrien zeigen die Tendenz, noch mehr von der Mitte weg nach der Eioberfläche zu rücken. Die groben Schollen am hinteren Eipol schwinden fast ganz, sie machen plumpen, stark färbbaren Balken, stärkeren und schlankeren Fibrillen Platz, die wohl sicher aus ihnen hervorgehen. Nur hin und wieder trifft man wieder einen mehr rundlichen Körper.

Betrachtet man nun zu dieser Zeit die größten unter den Bläschen genauer, so erkennen wir, daß sie in ihrer Entfaltung einen Schritt weiter gegangen sind. Neben den meist, wie schon mitgeteilt, in der Zweizahl vorhandenen safraninophilen Körnchen tritt eine eosinophile Ansammlung auf, häufig als unregelmäßiges Klümpchen einem der Körner an- oder vorgelagert, manchmal aber auch als feines Gerüst den Raum durchziehend. Wir haben also etwas vor uns, was eine nicht geringe Aehnlichkeit mit einem kleinen Kern besitzt, ein Flüssigkeitsbläschen, scharf gegen das Plasma abgegrenzt, ein Liningerüst und in ihm aufgehängt ein oder zwei kleine Chromatinnukleolen. Tatsächlich handelt es sich um die Jugendstadien der „B l o c h m a n n schen Kerne" und ihre Kernähnlichkeit wird nun mit zunehmendem Wachstum eine immer überraschendere. Nehmen wir eine Entstehung der Kerne aus Nährzellsekret an, so ist damit natürlich ohne weiteres auch die Möglichkeit gegeben, daß diese einmal schon verfrüht im Nährzellplasma vor sich geht. Wenn die Kerne, die wir dort gefunden haben, so entstanden sind, fällt die Notwendigkeit einer Auswanderung der gleichzeitig im Hauptkern dort auftretenden kernähnlichen Gebilde natürlich weg. Erste Entstehungsstadien fehlen aber fast ganz im Plasma, nur in Fig. 14 Taf. 1 finden sich zwei ganz kleine Kernchen, die zu einer solchen Vorstellung wohl passen. Andererseits haben wir Gründe, eine wirkliche intranukleäre Kernbildung für möglich zu halten; wir werden sie im Laufe der Untersuchung noch mitzuteilen haben. Gingen beide Prozesse im Kern und Plasma unabhängig voneinander nebeneinander her, so müßte man dann doch auf eine Wesensgleichheit der chromatischen Nukleolarsubstanz und des safraninophilen Sekretes schließen!

Ein Ei, das etwa doppelt so lang ist wie das eben besprochene, bietet ein noch komplizierteres Bild. Die B l o c h m a n n schen Kerne sind nicht nur viel zahlreicher geworden, sondern auch gewachsen, besonders an der vorderen queren Begrenzungslinie des Eies, die

sie ja bisher nahezu freigelassen haben, nun aber fast in ihrer ganzen Ausdehnung besetzt halten. Nur die Mitte bleibt noch frei in einem gewissen Umkreis um den Zapfen. Die größten Kerne sind oval geworden und liegen der Eioberfläche der Länge nach an. Fast durchweg liegen sie nun nur in einer einzigen Schicht, unmittelbar unter der Zellgrenze, in der vorderen Hälfte dicht aneinander anschließend, nach hinten zu lockerer gereiht und immer kleiner werdend, bis sie endlich, wo das Ei sich verjüngt, wieder in allerkleinster Form in mehreren Tiefen auftreten und unmerklich in einen polaren Haufen von Sekretgranulis übergehen, denen ein heller Flüssigkeitshof abgeht. Hier scheint also noch ein ständiger Herd der Neubildung zu sein,von dem nach vorne abgeschoben wird, was durch die ständige Oberflächenvergrößerung des Eies zum Schließen der Reihen nötig wird, nachdem schon vorher die tieferliegenden Kerne in die vordere Linie eingerückt sind. Außerdem finden wir aber auch in den vordersten Regionen des Eies zwischen und hinter den größeren Kernchen solche von äußerster Kleinheit, wie sonst eben nur am hinteren Eipol, hier in großer Menge und ausschließlich vorkommen. Es muß also auch an diesen Stellen die Möglichkeit einer Neubildung vorhanden sein. Eines der Mittel hiezu werden wir bald an den etwas größeren Kernen mit aller Deutlichkeit erkennen können.

Die weiteren Plasmaeinschlüsse haben sich aber auch verändert. Die blassen Mitochondrien (wir haben immer Eisenhämatoxylinpräparate im Auge) erfüllen als Granula und kleine gekrümmte Würmchen und Bälkchen eine ziemlich breite Zone gleich hinter und zwischen den B l o c h m a n n schen Kernen; letzteres besonders weiter hinten, wo sie zwischen den locker gestellten Kernen bis an die Eioberfläche ragen. Dahinter aber kommt eine Zone, die völlig neu gebildet ist und durch eine Menge intensiv gefärbter Fädchen gekennzeichnet ist, die selten gerade, in der mannigfachsten Weise gekrümmt, achtförmig umeinandergeschlungen oder hackenförmig sind, ja nicht selten sich zu einem Ringe völlig schließen (Textfig. 2); dann folgt die der Einschlüsse entbehrende zentrale Region. Die fadenführenden Schichten öffnen sich nach oben und vereinigen sich hinten kurz vor dem Eipol, stellen also in ihrer Gesamtheit einen offenen Sack dar. Die Eioberfläche erreichen nur wenige Fäden, hier hinten schließt eine Zone an, die die erwähnten Bildungsstadien der Kerne und das noch indifferente basichromatische Sekret führt. In ihr müssen wir aber auch die Reste der plumpen

Brocken suchen; es finden sich auch allerlei Substanzen, die sie offenbar darstellen, weniger die dicken Balken als unregelmäßig verkrümmte Bänder und Schollen, die einen degenerierenden Eindruck machen; nimmt man dazu, daß allerlei Fädchen, Körnchen und Ringchen noch dazwischen eingesprengt sind und daß hier zu dieser Zeit — nach Analogie mit anderen Objekten — wohl auch schon nicht mitfixierte fettartige Substanzen eingesprengt sind, so bekommt man eine Vorstellung von der Komplikation dieser Zone, in der sich offenbar die verschiedenwertigsten Dinge aus rein physikalischen Gründen stauen.



Fig. 2.

Auch auf dem Wege vom Eizapfen zu dieser Zone liegen vereinzelte safranophile Körnchen und die oben erwähnten blassen Kugeln unbekannter Natur in den Nährzellen finden sich jetzt auch vereinzelt in der Mittelzone. Dazu kommt ferner, daß nun auch der Eifollikel sichtlich in lebhafter Tätigkeit ist. Sein Plasma enthält jetzt sich schwärzende Fädchen, besonders an der Basis der Zelle, wie sie in so vielen Drüsenzellen beschrieben wurden. Eine plasmatische Kontinuität mit dem Ei, die sonst bei Insekten beobachtet wurde, fehlt hier; geformte Substanzen treten also sicher nicht in das Ei über, jedenfalls aber werden auf osmotischem Wege spezifische Flüssigkeiten aufgenommen, über die wir wenig aussagen können, außer daß sie, wie sich aus den folgenden Stadien ergibt, für die Dotterbildung im Ei von großer Bedeutung sind. Daß wir auf ihre alleinige Tätigkeit auch schon zu dem eben skizzierten Zeitpunkt vorhandene Strukturen zurückführen müssen, glaube ich aus-

schließen zu können; der Inhalt des Nährzellplasmas macht dies sehr unwahrscheinlich, so daß höchstens noch eine kombinierte Tätigkeit in Frage kommt. Denn in ihm finden sich zu dieser Zeit auch die drei hauptsächlichsten Komponenten des Eiplasmas reichlich vor. Die oberen Nährzellen enthalten sehr reichlich safraninophile Tröpfchen, die mehr eiwärts gelegenen vorwiegend Mitochondrien in Granulaform und besonders zahlreich die zu dieser Zeit im Ei in solchen Mengen auftretenden Fädchen. Da wir bei dem vorliegenden Objekt aus Materialmangel keine der typischen Mitochondrienreaktionen anstellen konnten, bleibt deren Natur offen, aber mit großer Wahrscheinlichkeit haben wir es hier mit einer Abart der Mitochondrien zu tun, bei denen Körnchen- und Fadenform ja vielfach füreinander eintreten.

Das Ei, dem wir die Figur 8 entnommen haben, ist doppelt so lang wie das eben charakterisierte. Der Hauptfortschritt, den es gemacht hat, besteht darin, daß es nun im Anfangsstadium der Dotterbildung steht. Mit Eisenhämatoxylin sich tief schwärzende Kugeln, zunächst nur von bescheidener Größe, finden sich vor allem in den vorderen Seitenteilen des Eies zwischen die Blochmannschen Kerne eingestreut, vorne quer fehlen sie und nach hinten zu schwinden sie auch allmählich; sie sind anfangs streng auf die oberflächlichsten Schichten des Eies beschränkt; nur wenige liegen hinter der Linie der Kernchen in der allein von Mitochondrien erfüllten Zone. Die letzteren nehmen noch ungefähr die gleiche Lage ein wie bisher, d. h. durchsetzen die Blochmannschen Kerne und jetzt auch die jungen Dotterkugeln und nehmen dahinter eine ebenfalls besonders vorne ziemlich breite Zone ein; nach hinten zu wird der Mitochondriensaum schmäler aber dafür dichter, um endlich nur die Kernchenzone in Massen zu durchsetzen. Diese sind auch jetzt noch hier sehr klein und gehen in kaum noch zu identifizierende Bildungsstadien über, die den hintersten Pol vermengt mit zahlreichen, dort zum Teil etwas größere unregelmäßige Formen annehmenden Mitochondrien erfüllen. Dazwischen liegen als Abkömmlinge der schon im jungen Ei vorhanden gewesenen großen Schollen nicht mehr so intensiv färbbare rundliche Brocken in ziemlicher Menge. Die charakteristische innere Fädchenzone ist als solche wieder geschwunden, sie stellt einen ganz vorübergehenden Zustand dar; was an fädigen Strukturen noch vorhanden ist, sind plumpere Fibrillen, die, wenn auch zahlreich, nur noch im hinteren Drittel

des Eies sich finden. Vielleicht sind die anderen körnelig zerfallen und haben sich den Mitochondrien der Eioberfläche zugesellt. Auch in den Nährzellen fehlen jetzt die Fädchen wieder fast völlig, ein deutlicher Hinweis, daß sie nicht der Tätigkeit des Follikels ihre Entstehung verdanken, safraninophiles Sekret aber ist auch in ihnen wie in den mittleren Partien des Eies selbst anzutreffen.

Die Kernchen nehmen jetzt auch die ganze vordere Eibegrenzung ein und lassen nur noch die Stelle, wo der Zapfen aufsitzt, diese aber auch in der Folge, stets frei. Beträchtlich sind sie beson-

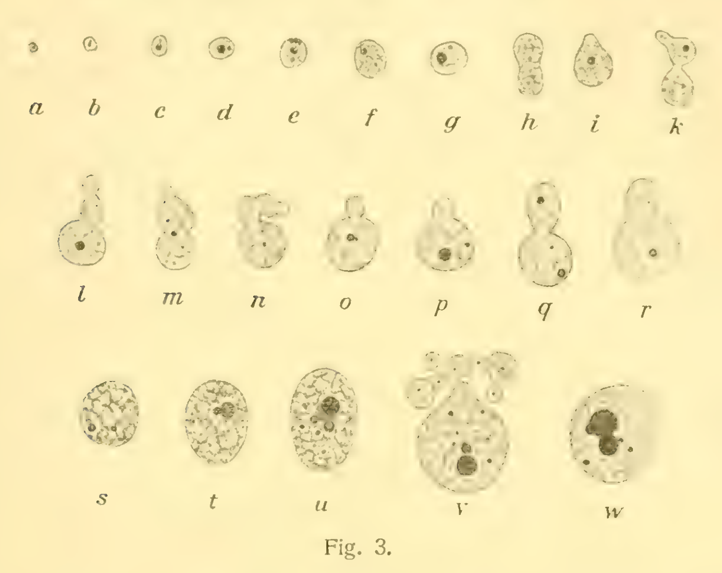


Fig. 3.

ders hier vorne gewachsen, ein Hinweis darauf, daß sie nicht hier neu entstanden sind, sondern daß die Ausbreitung durch eine Wanderung der ältesten Kerne und ein ständiges Nachschieben jüngerer Kerne vor sich geht. Diese Gebilde hier Kerne zu nennen, wird man bei unbefangener Betrachtung nicht zögern. Eine deutliche Membran umzieht Retikulum und Enchylem, die Nukleolen haben sich vielfach vermehrt und weisen einen komplizierten Bau auf, der besonders bei stärkerer Differenzierung zutage tritt. Die Textfiguren 3 und 4 illustrieren dies. In der ersteren ist der aufsteigende Ast der Entwicklung eines Kernchens wiedergegeben; wir sehen bei a den einfachsten Zustand, der mit Metazoen-Kernnatur wenig gemein hat, wohl aber einem primitiven Karyosomkern vieler Amöben und niederer Pflanzen vergleichbar ist; ein basichromatisches Korn,

dem Karyosom entsprechend und ein Flüssigkeitsbläschen. Neben diesem taucht nun bei weiterem Wachstum des Bläschens ein zweites kleineres auf und die Flüssigkeit wird von einem zarten achromatischen Netz durchzogen (Textfig. 3, b—e). Stärkere Extraktion lehrt, daß der größere Nukleolus eine ganz ähnliche Zusammensetzung aus Chromatin und Plastin besitzt, wie wir sie schon bei den Nährzellnukleolen kennen gelernt haben; Chromatingranula sind oberflächlich einer Plastinkugel eingelagert, in deren Mitte sich auch ein solches finden kann; und wie die Nährzellnukleolen solche Granula abgeben konnten, die mit Wachstum und mit der Fähigkeit erneuter Differenzierung in Plastin und Chromatin begabt waren, so tun es auch diese; der kleine so früh auftauchende zweite Nukleolus ist auf solche Weise durch Knospung entstanden (Textfig. 4, a—f). Durch wiederholte derartige Abgabe entstehen zahl-



Fig. 4.

reichere Nukleolen von wechselnder Größe und färberischem Verhalten, wenn sie sich auch im wesentlichen stets als chromatisch erweisen; häufig erscheinen sie mit einer zusammenhängenden, ziemlich dicken chromatischen Randschicht ausgestattet und knospen auch schon in diesem Zustand an größeren Nukleolen (z. B. Textfig. 3, q, s, t, u).

Wir haben bereits Gelegenheit gehabt, den Schluß zu ziehen, daß eine Vermehrung der Kerne nicht nur durch Nachschub vom hinteren Eipol, sondern auch zwischen schon vorhandenen Kernen auf andere Weise vor sich gehen kann. Es ist dies zum Teil wenigstens sicher der Fall durch Teilung und Knospung. Besonders zur Zeit der Dotterbildung sind die das beweisenden Bilder zahlreich. Eine gleichmäßige Durchschnürung kommt selten vor, Fig. 3 h gibt eine solche wieder, bei der beide Teile einen kleinen Nukleolus mitbekommen. Fast stets handelt es sich um Knospung; zunächst wird der Kern an einer Seite etwas vorgetrieben (3 i), dann tritt eine einengende Furche an dieser Stelle auf (3, o—r), die zur völligen Abschnürung führt. Nie entbehrt ein solcher Tochterkern eines wenn auch noch so kleinen

Nukleolus und es hat den Anschein, daß die Abgabe zahlreicherer kleiner Chromatinnukleoli vom Mutternukleolus (Textfig. 4, g, h) als die Kernvermehrung einleitend angesehen werden muß, die so heftig sein kann, daß ein ganzes Häufchen zum Teil recht kleiner Kernchen einem großen dicht anliegt, der eben im Begriff ist, eine weitere Knospe abzuschnüren (Textfig. 3 v). Eine andere Folge der raschen Vermehrung ist, daß eine Knospe häufig, bevor sie noch abgeschnürt ist, wieder eine solche bildet und in selteneren Fällen sich auch die Enkelknospe dazu anschickt (Textfig. 3, k, l, m, n). Die künftigen Trennungslinien können hiebei alle zueinander parallel sein (l), spitzwinklig oder senkrecht verlaufen; dann kommen so merkwürdige Bilder zustande wie in Fig. 3 n.

Mußte es bei der Besprechung der Kerne, die sich im Nährzellplasma fanden, auffallen, daß sie gar keine Aehnlichkeit mit dem eigentlichen Zellkern besaßen, so zeigt sich nun eine um so größere mit den Blochmannschen Kernen. Der Habitus des Gerüstes und der feinere Bau der Nukleolen sind vollkommen der gleiche; damit besteht aber auch eine große Aehnlichkeit mit den im Nährzellkern sich findenden Gebilden[1]). Die Vermehrungsfähigkeit durch Knospung kommt beiden zu, ja die eben beschriebenen Doppelknospen mit senkrecht zueinander stehenden Teilungsachsen fanden sich im Nährzellkern in ganz identischer Weise (vgl. Textfig. 1, u mit z, k und n!); gewiß ein auffallender Umstand, daß die beiden Dinge, die gleich isoliert dastehen, in dem gleichen Ei-Nährzellverband sich finden!

Mit dem Fortschreiten der Dotterbildung ändert sich nichts Wesentliches im Ei. Fig. 11 (Taf. II) wurde einem Ei entnommen, das zwar noch nicht völlig ausgewachsen, aber doch schon ganz mit Dotter erfüllt ist, der ihm nur in einem vorderen mittleren Bezirk fehlt. Die Kerne sind nun etwas von der Oberfläche zurückgewichen, zwischen dieser und ihnen finden sich ebenfalls zahlreiche Dotterschollen, ihre Reihe ist durch dieselben gelockert worden, sie liegen weiter auseinander und zum Teil ziemlich tief im Ei, allseitig von Dotterkugeln umgeben. Immerhin beschränken sie sich auf die Randpartien. Die Strecke, die sie um den Eizapfen freilassen, ist kleiner geworden; nach hinten nehmen sie immer noch an Größe allmählich ab und gehen in den polar gelegenen

[1]) Einige nicht gezeichnete Kerne aus Nährzellen zeigten dies noch viel deutlicher als die wiedergegebenen.

Neubildungsherd über. Seine Umgebung ist nahezu frei von Dotter; nach Befunden an anderen Hymenopteren, auf die wir noch werden zu sprechen kommen, ist es möglich, daß hier an Stelle des Dotters Fett angesammelt war. Die fibrillären Strukturen sind auch in der Zone vor dem Hinterende vereinigt, sie stellen nun meist gerade, an Kristallnadeln erinnernde Gebilde dar, etwa von der Gestalt vieler Diatomeen, an beiden Enden spitz zulaufend. Ob die groben Schollen noch vorhanden, kann bei der Füllung der Region mit Dotter bei den von uns angewandten Färbungen nicht gesagt werden. Auch die Mitochondrien entgehen bei diesen nun der Beobachtung, in den Nährzellen sind sie noch reichlich vorhanden.

Ist das Ei erwachsen und die Nährzellen degeneriert, so ist es ganz mit Dotter erfüllt; rundum aber zieht, im Gegensatz zum vorangegegangenen Zustand, eine dotterfreie Zone. Zuletzt füllt sich die Achse des Eies mit Dotter, bei dem Ei, dem Fig. 11, 12, Taf. 2 entstammen, ist sie noch arm daran. Die Neubildungszone hinten fehlt nun, rundum herrschen die gleichen Größenverhältnisse, die Kerne sind also überall gewachsen, Knospungsstadien trifft man noch sehr häufig, besonders in den hinteren Regionen; einzelne Kerne sind bis in die Mitte des Eies vorgedrungen. Die größten Kerne sind in unmittelbarer Nähe des Eikernes zu finden; sie sind in Fig. 12 wiedergegeben und zeigen zugleich den Höhepunkt an, den das Wachstum derselben bei diesem Tier überhaupt erreichen kann. Hier ist auch die beträchtliche Vermehrung der Kerne besonders augenfällig, die während der zweiten Hälfte der Dotterbildung vor sich geht (zwischen Fig. 11 und 12 liegt noch eine ganz stattliche Wachstumsperiode der Eizelle). Die fädigen Strukturen sind zu dieser Zeit nicht mehr zu finden.

Ohne daß die Zelle nun noch wächst, folgt die Rückbildung der Blochmannschen Kerne. Schwierigkeiten bei deren Studium bietet der Umstand, daß von diesen ältesten Eiern sich in jedem Ovarium nur ein einziges findet und die nächsten in einem großen Abstand folgen. Die Eiablage ist also sicher eine oft wiederholte und betrifft jeweils höchstens zwei Eier. Der Zustand des ältesten Eies in den beiden Ovarien eines Tieres aber ist nie der gleiche, rechts können die Kernchen noch mächtig entwickelt sein, wie bei Fig. 12, links keine Spur mehr von ihnen vorhanden sein. Wie geht nun diese Auflösung vor sich? Zunächst muß mitgeteilt werden, daß schon während der Dotterbildung neben den beschriebenen

typischen Kernbildern solche auftreten, die weit von ihnen abweichen. Das Kerngerüst ist streckenweise stärker chromatisch, es bilden sich besondere dicke Balken aus (Textfig. 5, a, b, c; Textfig. 6, a), die, wenn sie sich weiter kondensieren und schärfer gegen das Linin-

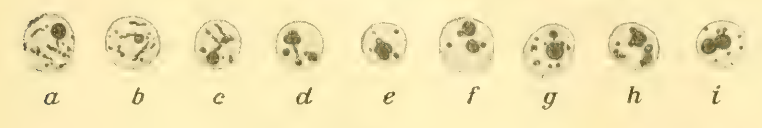


Fig. 5.

gerüst absetzen, ganz den Chromosomen eines zur Teilung sich bereitenden Kernes ähnlich sehen (Textfig. 6, b, c, d), zumal man manchmal in ihnen einen Längsspalt zu entdecken glaubt. Die Nukleolen treten in diesen Kernen stark zurück und verblassen

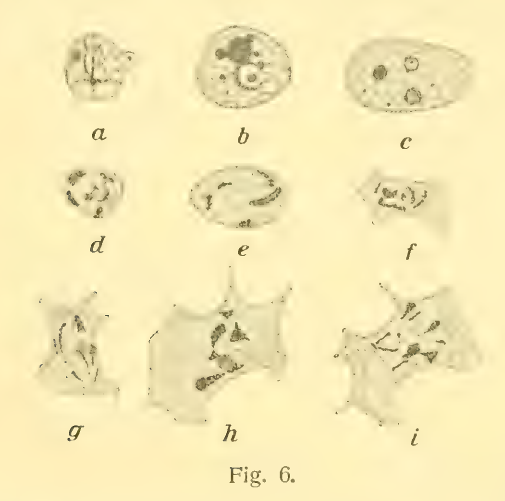


Fig. 6.

rasch beim Differenzieren. Auf solchen Stadien schwindet dann die Kernmembran, nachdem sie oft noch — nur schwer erkennbar — sich vielpolig ausgezogen und das Linin stellenweise sich diesem Zuge folgend faserig angeordnet hat. Man könnte versucht sein, vielpolige Prophasen, ähnlich wie sie ein Askariskern vor der Reifeteilung durchmacht, in solchen Bildern zu sehen, sie führen aber keinesfalls zu einer Mitose, sondern die mannigfach gestalteten chromatischen Kondensa entschwinden im Dotter den Augen des Beobachters.

Eine Hyperchromasie vor dem Zerfall erleiden die Kernchen aber auch noch auf anderem Wege. Es kann der Nukleolarapparat sich besonders stark entwickeln und das Liningerüst sehr ab-

blassen (Textfig. 5, d—i); mannigfache Nukleolenknospungsbilder, große und kleine Nukleolen füllen dann den Kern; oder auch, es kann der ganze Inhalt zu einem dichten chromatischen Staub werden, der durch Flüssigkeitsvakuolen halbmondförmig an die Wand gedrückt wird (Textfig. 7, d, e, die letzten im Ei von den Kernchen noch vorhandenen Spuren sind hier zu sehen). Kerne mit starker Hyperchromasie des gesamten Retikulums werden auf diese Weise auch solchen Dotterkugeln außerordentlich ähnlich, deren Substanz sich nicht homogen fixiert und färbt, sondern eben von einem stark färbbaren Balkenwerk erfüllt ist, so daß man oft nicht entscheiden kann, ob eine Dotterkugel oder ein degenerierender Kern vorliegt und nach Befunden an anderen Objekten die Möglichkeit eines Uebergangs keineswegs ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Es wird also die beträchtliche Masse im Chromatin, Linin und Plastin, die während des Eiwachstums aufgebaut wurde, zum Schluß von der Zelle wieder resorbiert, ein Teil wird vielleicht auf einem abgekürzten Weg in Reservestoffe übergeführt.

Der Eikern. Nachdem wir die Vorgänge im Eiplasma von der jungen Ovocyte bis zum legereifen Ei besprochen haben, müssen wir auch noch die Schicksale des Eikerns nachholen. Wir haben sie mit gutem Grund an den Schluß gerückt, denn bei dem vorliegenden Objekte zeigt sich, daß dessen Entfaltung eine sehr bescheidene ist und daß er weder auf die Dotterbildung noch auf die Entstehung der Blochmannschen Kerne beträchtlichen Einfluß ausübt.

Man hat die Formel aufgestellt (Jörgensen), daß Eier, die sich ohne Hilfe von Nährzellen ernähren, im Verhältnis zum Volumen der Plasmamasse große Kerne besitzen und solche, die mächtige Hilfszellen besitzen, relativ kleine Kerne besitzen, so daß also die Kernplasmarelation durch außerhalb der Zelle gelegene Faktoren mitbestimmt wird. Wir haben uns dieser Anschauung angeschlossen (Buchner 1915) und sie vielfach bestätigt gefunden, jedoch auch darauf hingewiesen, daß dies stets nur eine in den Extremen gültige Regel darstellt, scheinbare mehr oder weniger große Abweichungen aber durch in ihrem Effekt nicht genau abzugrenzende Faktoren bedingt sein können. Wir können weiterhin erwarten, daß im allgemeinen mit dieser Kleinheit der Eikerne auch eine mäßige Entfaltung ihrer funktionellen Strukturen, also in erster Linie des Chromosomenchromatins und der Nukleolen Hand in Hand geht.

Für das vorliegende Objekt trifft das völlig zu. Vergleichen wir lediglich die Kerngrößen der verschiedenen Stadien auf Taf. 2, so entnehmen wir, daß nur in den jüngsten Eiern ein bescheidenes Anwachsen vorliegt (Fig. 1—5), daß aber dann, während das Ei zu einem zwei Millimeter langen Gebilde heranwächst, sich die Kerngröße kaum mehr ändert, also die Kernplasmarelation sich ganz enorm zu Ungunsten des Kernes verschiebt, auch dann, wenn wir etwa die deutoplasmatischen Substanzen in Abrechnung bringen wollen.

Wir haben schon früher erwähnt, daß die Chromosomen, wenn sie in den Nährzellkernen sich längst völlig aufgelöst haben, sich im Eikern noch als solche erhalten haben. Sie sind auf den jüngsten uns vorliegenden Stadien (Taf. 1, Fig. 1, 2) unregelmäßig zusammengeknäuelt, einzelne längere Schleifen ragen aus dem Knäuel hervor und lassen einen Aufbau aus Chromiolen erkennen; deutliche Fadenpaare lassen sich nicht mehr erkennen; es liegt also ein oft als Synapsis bezeichneter Zustand der Verklumpung vor, der auf das Bukettstadium des Kernes folgte. Ein einziger basichromatischer Nukleolus findet sich, wie gewöhnlich zu dieser Zeit, auch hier. Der übrige Teil des Kernes ist von zartem Liningerüst erfüllt. Mit dem Wachstum der Zelle verändern sich die Chromosomen zunächst kaum, die Nukleolarsubstanz aber vermehrt sich, es finden sich bis zu fünf zum Teil auch größere Nukleoli (Fig. 3, 4), neben diesen aber auch äußerst kleine Körnchen von gleicher Beschaffenheit, denen wir den gleichen Namen geben müssen und die die Neigung zeigen, sich an die Kernmembran anzulegen (Fig. 3, 4, 5). Hat der Kern seine Wachstumsperiode annähernd beendet, so verklumpen die Chromosomen noch mehr als bisher, sind aber doch noch als solche zu erkennen (Fig. 5, 6). Während sie jedoch auf den jüngsten Stadien sich noch chromatisch färbten, nimmt dieser Klumpen nun Plasmafarben an, ein Reaktionsumschwung, auf den wir schon eingangs hingewiesen haben. Zugleich wird er der Entstehungsherd weiterer kleinerer Chromatinnukleolen, auch die kleinsten Nukleolen unter der Membran werden durch größere ersetzt (Fig. 6); in der Folge ballen sich die Chromosomen aber so dicht zusammen, daß nur die Entstehungsgeschichte uns über die Natur des nukleolenähnlichen, unregelmäßig geformten Körpers aufklärt, dem nun auch während der ganzen Dotterbildungsphase mehr oder minder große Nukleolen aufsitzen, wie auch in der Peripherie solche nie

zu vermissen sind. Diese zeigen ganz ähnliche Struktur, wie die in den Blochmannschen Kernen schon kennen gelernten, d. h. sie besitzen vielfach ein helles Zentrum und einen chromatischen Mantel, kleinere und größere chromatische Tochternukleolen, manchmal zwei gleichzeitig, können an ihnen knospen. Auch das Liningerüst zeigt die gleiche Dichte wie bei den Blochmannschen Kernchen (manchmal färbt es sich etwas intensiver), so daß der Habitus der beiden Gebilde sich außerordentlich gleicht und nur die Chromosomenklumpen, die Größe und die meist etwas zahlreicheren Nukleolen sie zu unterscheiden gestattet (siehe hiezu Fig. 11).

Was nun die sichtbaren Zeichen einer besonderen Aktivität des Kernes, abgesehen von der beschriebenen Vermehrung der Nukleolarsubstanz betrifft, so sind diese gering. Verwandte Formen besitzen, wie wir sehen werden, auf jungen Stadien eine besonders differenzierte Plasmazone um den Kern, hier fehlt eine solche. Es wäre lediglich zu erwähnen, daß in jüngeren Eiern, vor der Dotterbildung sich, vor allem in dem schmalen Raum zwischen Kern und Eioberfläche, blaß färbbare Granula besonderer Natur zeigen (Fig. 7, Taf. 2), von denen wir annehmen müssen, daß an ihrer Entstehung der Kern irgendwie beteiligt ist. Insbesondere läßt sich ein Nachweis, daß derselbe bei der Bildung der Blochmannschen Kerne beteiligt ist, hier nicht führen, als einzige Möglichkeit käme hiezu nur das Aussenden von basichromatischer Nukleolarsubstanz in das Plasma in Frage, die ja, wie wir an den Nährzellen gelernt haben, im Prinzip befähigt ist, Kerne aus sich heraus zu entwickeln. Da vom Beginn der Dotterbildung bis gegen ihren Abschluß zu die Nukleolarsubstanz in annähernd gleicher Menge vorhanden ist, trotzdem aber vielfach Stadien einer Neubildung sich finden (Knospung), so wäre ein derartiger Vorgang wohl denkbar, zumal ihn Befunde an anderen Objekten sehr nahe legen werden; eine große Rolle aber spielt sicherlich hier diese Quelle der Kernchen nicht; Knospungsbilder am Kern, wie sie Blochmann beschrieben, fehlen völlig.

Schließlich wenn der Eikern sich der Ausbildung der Reifespindel nähert, erschöpft sich der Vorrat an Nukleolen, vielleicht wie gesagt durch Emission. In Textfig. 7 (die auch bei a und b zum Vergleich nochmals Kerne aus einem sehr jungen und mittleren Ei enthält) ist bei c ein solcher dargestellt. Immerhin scheinen am Chromosomenballen noch Nukleolen zu entstehen oder doch vor

kurzem entstanden zu sein. Die nächsten vorhandenen Stadien (d, e) zeigen schon eine, wenn auch noch rein intranukleäre, oder wie ich sie nenne, karyogene Zentralspindel. Das Volumen des Kerns ist, wenn auch die Membran zu dieser Zeit hier nicht ganz so deutlich ist, wie gezeichnet, jedenfalls stark zurückgegangen. Dem Linin sind, soweit es nicht zum Aufbau der Spindel Verwendung fand, stark färbbare Granulahaufen eingelagert, vielleicht Zerfallsprodukte der letzten noch vorhanden gewesenen Nukleolen. Die Chromosomen liegen in der Aequatorialplatte, wobei besonders zwei verschieden

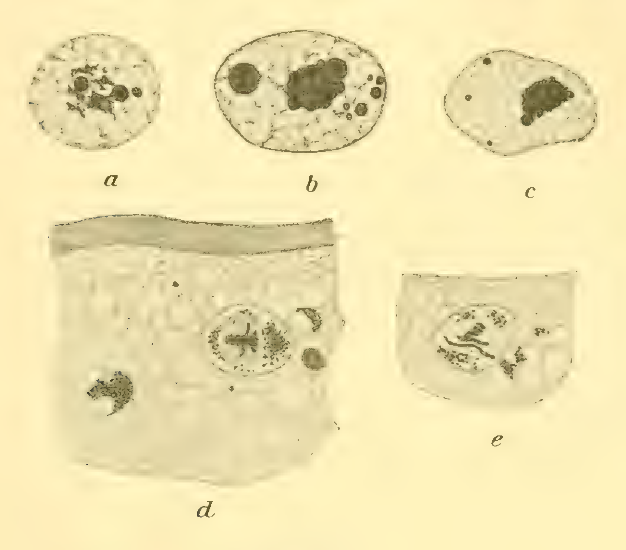


Fig. 7.

lange die anderen weit überragen. Ob es sich dabei um Sonderchromosomen handelt? Die Spermatogenese dieser Tiere und aller nicht Parthenogenese treibender Hymenopteren ist ja leider bisher auf die Anwesenheit solcher nicht untersucht worden.

Wir haben schon erwähnt, daß zu dieser Zeit degenerierende Kernchen sich noch in der Nähe des Eikernes finden, aber nur hier, sonst nirgends im Ei; wir können also mit Sicherheit annehmen, daß das abgelegte und sich furchende Ei sie völlig entbehrt und ihre Rolle mit dem Abschluß der Eibildung zu Ende ist.

Zusammenfassung. Fassen wir schließlich die wesentlichen Punkte zusammen, die sich für die Frage nach den Blochmannschen Kernen ergeben haben und sehen wir dann weiter,

wie durch das Studium anderer Objekte das Gewonnene bestätigt und weiter ausgebaut wird.

Die Blochmannschen Kerne haben ganz den Anschein echter Kerne; die an ihnen zu beobachtenden Reaktionen sind die gleichen wie die des Eikernes, nur entbehren sie des Chromosomenchromatins. Im übrigen gleichen sie im Habitus verkleinerten Eikernen. Sie können sich durch Teilung und Knospung vermehren und vermögen lebhaft unter Vermehrung ihrer chromatischen und achromatischen Strukturen zu wachsen. Sie haben lange Zeit eine Neigung, dicht unter der Eioberfläche zu verharren, erst spät dringen sie mit dem Dotter in das Eiinnere. Alles spricht dafür, daß sie aus basichromatischen Granulis entstehen, die in den Nährzellen gebildet, ins Ei einwandern und eine Flüssigkeitsansammlung erregend zum primären Nukleolus werden. Dies geschieht schon in sehr jungen Eiern, anfangs ziemlich diffus, bald vor allem in einem besonderen Bildungsherd am hinteren Pol, von wo die Kerne seitlich nach vorne wandern. Mit dem Ende der Dotterbildung degenerieren die Kerne unter Zeichen einer mehr oder weniger starken Hyperchromasie und werden vom Ei resorbiert, vielleicht zum Teil auch auf abgekürztem Weg in Dotterkugeln umgewandelt. Mit der Ausbildung der ersten Reifeteilung sind sie verschwunden. Die Möglichkeit, daß ein kleiner Teil der Kernchen auf Kosten der ursprünglich im Eikern vorhandenen Chromatinnukleolen sich entwickelt, besteht. Zu sonstigen Strukturen des Eies, Mitochondrien, merkwürdigen Fibrillen und Schollen bestehen mehr oder minder innige topographische Beziehungen, genetische sind aber nirgends zu erkennen. Auch bei der Anhäufung dieser Strukturen nehmen die Nährzellen, vielleicht mit Ausnahme der besonderen Schollen, sehr tätigen Anteil. Auch im Plasma der Nährzellen, deren Arbeitsleistung eine in verschiedener

Hinsicht geteilte ist, finden sich Kerne. Sie gleichen den Blochmannschen Kernen im Ei in ihrer Struktur völlig; entweder sind sie auch aus Nährzellsekret entstanden oder sie leiten sich von merkwürdigen Kernen ab, die gleichzeitig im Nährzellkern sich aus einzelnen Nukleolen allmählich herausentwickeln. Jedenfalls liegt, wenn auch vielleicht kein direkter genetischer Zusammenhang besteht, doch ein Hinweis vor, daß das als Entstehungsherd in Frage kommende Sekret nahe Verwandtschaft mit den Nukleolen der Nährzellen besitzt. Daß die Kerne in das Ei als solche übertreten, ist nicht sehr wahrscheinlich, sie werden nur in beschränkter Zahl gebildet und alles deutet daraufhin, daß es sich zwar um ein normalerweise vorkommendes Geschehen handelt, aber ihm doch kein Nutzen für die Eibildung zukommt. Die Entstehung des basichromatischen, kernchenerzeugenden Sekrets außen an der Kernmembran deutet ebenfalls auf eine Beteiligung des Kernes hiebei hin, ein Durchtritt geformter Nukleolarsubstanz, der die Kernbildung im Nährzellkern und die Entstehung Blochmannscher Kerne im Plasma der Eizelle als einen im wesentlichen gleichen Prozeß aufzufassen gestatten würde, läßt sich nicht beobachten.

Die Bedeutung der Erscheinung ist sichtlich eine große. Ueberzeugten wir uns, daß die Blochmannschen Kerne vom morphologischen Standpunkt betrachtet echte Kerne darstellen, so müssen wir ihnen auch die Funktionen, die wir solchen im Stoffwechsel lebhaft wachsender und Reservestoffe aufspeichernder Zellen zuschreiben, zuerkennen, also ganz allgemein in ihnen eine beträchtliche Hilfseinrichtung der Eizelle sehen. Daß aber dann zunächst noch die Schwierigkeit bestehen bleibt, den Satz omnis nucleus e nucleo auch auf die Entstehung der Blochmannschen Kerne anzuwenden, sei nochmals

betont. Schon hier sei aber darauf aufmerksam gemacht, daß durch unsere heutigen Kenntnisse von der Fortpflanzungszytologie der Protozoen ja diesem Lehrsatz schon lange seine starre, grob morphologische Fassung genommen worden ist und einer mehr physiologischen Platz gemacht hat, die nicht allein direkte und indirekte Kernteilung ins Auge faßt, sondern im Kern einen mit der Umwelt in regen Wechselbeziehungen stehenden Zellbezirk sieht.

Wir haben, um die in Frage stehenden Gebilde zu bezeichnen, bisher den indifferenten Ausdruck „Blochmannsche Kerne" gewählt, oder im Zusammenhang nur der Kürze wegen von „Kernchen" gesprochen. Mit Recht ist man aber heutzutage bestrebt, auch in der Zellanatomie den Dingen nicht die Namen ihrer Entdecker zu geben und wir haben nun die Grundlage gefunden, um uns nach einer anderen charakterisierenden Bezeichnung, die wir in der Folge benützen wollen, umzusehen. Früher habe ich von Karyomeriten, speziell von trophochromatischen Karyomeriten gesprochen (1903), aber es wird sich in der Folge noch zeigen, daß eine wirkliche Knospung am Eikern nicht auftritt, die uns allein berechtigen würde, den Ausdruck Karyomeriten in einer etwas erweiterten Form auf die Kernchen anzuwenden. Die Fälle, wo ich eine solche 1913 annehmen zu müssen glaubte, haben sich bei genauerem Studium als anders geartet herausgestellt. Ich möchte vorschlagen, die Kerne als „Trophonuklei" zu bezeichnen, um damit anzudeuten, daß sie kein Idiochromatin führen, sondern nur für das spezielle Bedürfnis des Eiwachstums gebildet werden, außerdem werde ich in der Folge den indifferenten Ausdruck „akzessorische Kerne" vielfach gebrauchen; die in der Literatur schon verwendeten Bezeichnungen Sekundärkerne (Hegner), Dotterkerne oder Nebenkerne scheinen mir nicht angängig, weil sie zum Teil bereits für eine ganz bestimmte Sache vergeben sind (Sekundärkerne), zum Teil für eine Reihe von Strukturen benützt werden, die schon genug Heterogenes umfaßt.

2. Apiden.

a) Andrena spec. (Taf. 3).

Die Eientwicklung. Der Verlauf der Eientwicklung ist bei Andrena in den wesentlichsten Teilen dem vorangehend

beschriebenen von Solenius vagus sehr ähnlich. Immerhin finden sich hiebei einige Punkte, die von den bisher kennengelernten bereits abweichen. Wiederum enthalten die jüngsten Eier schon beträchtliche Einlagerungen in ihrem Protoplasma in Gestalt kleiner Körnchen, runder Tröpfchen und einzelner Schollen von recht stattlicher Größe (Taf. 3, Fig. 1). Mit dem weiteren Wachstum setzt sich nun, was bei Solenius nicht geschah, eine Zone helleren Protoplasmas um den Kern herum vom übrigen deutlich ab, die abgesehen von einigen wenigen Granulationen, die nahe an der Oberfläche des Kernes liegen, frei von Einlagerungen ist. Wir glauben darin einen Hinweis auf einen spezifischen Aktionsradius der Kerntätigkeit sehen zu dürfen. Später schwindet diese Sonderung im Plasma wieder (Taf. 3, Fig. 2, 3). Im Verhältnis zu Solenius bildet das Ei schon recht frühzeitig seinen Zapfen aus (Fig. 3), und die Granulationen, die in Fig. 4 das Eiplasma reichlich erfüllen, sind schon als Nährzellsekret anzusehen. (Die gröberen Einlagerungen fehlen der Figur, sind aber wohl sicher im Ei vorhanden. Obwohl das Ei in der Schnittserie nicht vollständig war, mußte es als einziges im beschränkten Material zu findendes Stadium wiedergegeben werden.) Die Kernchenbildung setzt nun rasch ein. Wiederum werden die groben Einlagerungen, die noch beträchtlich gewachsen sind, ganz an den hinteren Eipol verlagert und zieht zu diesem von den Nährzellen her ein Strom von basichromatischem Sekret (Fig. 5). Fibrilläre Strukturen sind sehr spärlich vorhanden, gelegentlich trifft man eine kristallähnliche Nadel schon im jungen Ei, dann wird sie auch mit an den Pol verlagert, wo in Fig. 5 eine kleine zu sehen ist. Die Trophonuklei haben wieder die Tendenz, von den mehr zentralen Regionen, in denen sie zunächst liegen, nach der Oberfläche aufzusteigen und eine mittlere Straße im Ei freizulassen. Ihre Größe ist bereits eine sehr verschiedene, in der Nähe des Kernes und auf der entsprechenden gegenüberliegenden Seite sind sie am größten; tatsächlich liegt also ein Ring von größeren Kernchen zunächst vorne im Ei, von dem nährzellwärts sich keine solchen mehr zeigen. Nach hinten zu sind sie kleiner, aber es fällt auf, daß kaum ein Uebergang zu bemerken ist. Die oberflächliche Anordnung wird in Fig. 6 schon eine strengere, immerhin liegen, besonders in der hinteren Hälfte des Eies, noch viele kleine akzessorische Kerne nach innen zu, wo sie sich mit dem ja auch geteilten Sekretstrom beiderseits mischen, der kontinuierlich sich vom Zapfen an

bis nach hinten verfolgen läßt. Hier ist auch bei diesem Objekt wieder der Schauplatz nur schwer zu klärender Vorgänge. Vor allem fällt auf, daß sich hier, wie wir sehen werden, nur vorübergehend die Schollen zum Teil in ein merkwürdiges schwammiges Gebilde umformen. Zwischen dickeren Knoten spannen sich anastomosierende Fäden nach mehreren Seiten aus. Offenbar verändert sich zu dieser Zeit die Konsistenz der Substanz und geht in eine etwas flüssigere über. Daneben aber finden sich nicht miteingegangene Brocken, zum Teil auch so in den Verlauf der Sekretbahn eingefügt, daß man schließen möchte, sie werden zu dieser Zeit noch in wesentlicher Menge von den Nährzellen aus neu gebildet. Dazwischen liegen kleinste Sekrettröpfchen, die an Größe denen gleichen, die sich mit einem Flüssigkeitshof umgeben und zu akzessorischen Kernen werden. Es muß darauf hingewiesen werden, daß auch schon am Eingang in das Ei sich Sekrettropfen finden, die viel größer sind, als die Ausgangsgranula der Kernchen; ob diese vorher zerfallen oder ob sie sich den gröberen Einschlüssen zugesellen, die zunächst wenigstens sicher nicht in akzessorische Kerne übergehen, aber ja vielleicht auch durch Zerfall an ihrem Ursprung beteiligt sind, kann ich nicht entscheiden.

Bei diesem Objekt können wir nun aber die Darstellung der Trophonuklei nicht zu Ende führen, ohne gleichzeitig die Geschichte des Eikerns zu behandeln, denn dieser scheint hier mit ihrer Bildung inniger und deutlicher verknüpft als bei Solenius, wo wir nur feststellen konnten, daß einer derartigen Möglichkeit in beschränktem Maße nichts im Wege steht. Günstige Kerne in den jüngsten vorhandenen Eiern zeigen undeutliche voneinander gesonderte Tetraden und einige Nukleolen (2—3) von verschiedener Größe dem Liningerüst eingelagert (Taf. 3, Fig. 13). Dieser Kern gehört einer Eizelle an, die etwas kleiner als die in Fig. 1 gezeichnete ist; letztere zeigt zufällig die Chromosomen nicht gut, dagegen eine vermehrte Zahl von Nukleolen). Beide Kernbestandteile sind nun in der Folge nebeneinander zu verfolgen, wobei ganz wie bei Solenius die Chromosomen verklumpen, die Nukleolen aber viel stärker als dort anwachsen. Man vergleiche Taf. 2, Fig. 4, 5, 6 mit Taf. 3, Fig. 2, 3, 4! Schon frühzeitig erscheinen sie hier nicht nur gewachsen, sondern auch vermehrt. Dabei weisen sie komplizierte Strukturen auf, einer ist besonders groß, fein schaumig und nimmt weniger Farbe an, andere sind kleiner, aber ebenso strukturiert

und stark gefärbt; nicht selten trifft man solche, die aus einer dichteren, dunklen Schale und einer helleren Vakuole bestehen, in der wieder ein dichterer Nukleolus eingeschlossen ist; man könnte da von einer inneren Knospenbildung sprechen (Fig. 2). Gleich darauf entstehen durch Knospungsprozesse kleinste Nukleoli, wie solche zu dieser Zeit ja auch bei Solenius auftauchten — zwei und mehr können an einem Mutternukleolus entstehen — und rücken dicht unter die Kernmembran (Fig. 3). Hier wachsen sie etwas und liegen bald in dichter Reihe (Fig. 4 und 15). Fig. 15, die einem etwas älteren Ei entstammt, als in Fig. 4 gezeichnet, zeigt uns, daß dann ein dichteres punktförmiges basichromatisches Zentrum und ein hellerer Plastinmantel sich differenziert und die flüssigen Bläschen, wie viele Randnukleolen, sich kappenförmig der Membran anschmiegen. Während dieser Zeit sind stets die Chromosomen zu erkennen, wenn sie auch durch die mächtig anwachsenden Nukleolen öfters verdeckt sein können. Der Kern der Fig. 14, die sie noch isoliert enthält, gehört zu einem Ei, wie es in Fig. 2 oder 3 wiedergegeben ist; Fig. 15, die zwischen Fig. 4 und 5 einzuschalten, enthält sie aber schon verklebt, ziemlich undeutlich einem in der Mitte gelegenen Nukleolus genähert.

In Eiern, in denen nun eben die Kernchen aufgetreten sind, fehlen die Randnukleolen plötzlich (Fig. 5, 6). Der Kern, der bisher völlig rund mehr oder minder in der Eimitte lag, ist nach oben und seitlich verschoben, so daß nur ein geringer Raum zwischen ihm und der Oberfläche der Zelle übrig bleibt. Dabei wird er mehr halbkugelig, ja in der Folge sichel-, bzw. schüsselförmig; statt dessen aber beobachten wir an der nach außen schauenden Seite im Plasma ganz junge Kernchen, bald in sich steigernder Anzahl. Die Kernmembran erscheint dann an dieser Stelle vielfach eingebuchtet, oft wie zerfressen und in einem flüssigkeitsreicheren (helleren) Protoplasma liegen zwanzig und mehr sehr kleine Trophonuklei, während sie sonst rundum wesentlich größer sind. Ein solches sich ablösendes Auftreten von kleinen nächst der Kernmembran gelegenen Nukleolen und außen gelegenen akzessorischen Kernmassen ist während des weiteren Wachstums noch öfter zu beobachten. Ein nächst älteres Ei, noch vor der Dotterbildung, zeigt dort wieder nur wenige Kernchen, aber aufs neue zahlreiche dicht unter der Membran gelegene Nukleolen (Fig. 7); die Gesamtmasse der Nukleolarsubstanz

aber ist hier schon stark zurückgegangen. Man vergleiche dieses Stadium mit dem auf Fig. 4 oder 15. Die ganz großen Nukleolen fehlen jetzt ganz, schon in Fig. 6 sind sie sehr zusammengeschmolzen, ein einziger etwas größerer findet sich noch, dabei ist die Nukleolarsubstanz aus allen Schnitten kombiniert eingezeichnet; ganz wie bei Solenius stellt nun der Chromosomenklumpen noch eine Zeitlang ein Entstehungszentrum für Nukleolen dar; stärkere Differenzierung als in Fig. 7 macht das noch deutlicher. Dies ist bei Fig. 16, dem Kern eines ungefähr gleichalten Eies, der Fall.

Die Reduktion der Nukleolarsubstanz hat aber noch nicht ihren Höhepunkt erreicht, dies geschieht erst, wenn die Dotterbildung in Gang gekommen ist. Zunächst hört der Nachschub an den Chromosomen auf. Diese werden dadurch nahezu frei von ansitzenden Nukleolen und lassen sich infolgedessen jetzt als ein recht unscheinbares Klümpchen plasmatisch sich färbender Substanz erkennen. Dies ist schon zu Beginn der Dotterbildung der Fall (Fig. 17), dabei kann die Mulde, die der stark deformierte Kern bildet, dicht erfüllt sein von akzessorischen Kernchen. Die erwähnte Figur ließ etwa 50 derselben hier zählen, die stellenweise noch gedrängter liegen als gezeichnet, und dadurch ihre Form gegenseitig beeinflussen. Nie aber liegen an der konvexen Seite des Kernes ähnliche Anfangsstadien, sondern stets nur alte große Trophonuklei. Mit dem Schwund der Nukleolarsubstanz erlahmt auch die Kernchenbildung an dieser Stelle. Ein fast ganz mit Dotter gefülltes Ei, das etwa halb so lang ist als ein legereifes, besitzt im vorderen noch deutoplasmafreien Teil einen nun ovalen Kern, der nahezu nur noch chromosomale Substanz besitzt, wenige kleine Nukleolen haften noch an dieser, in seiner Umgebung finden sich wohl auch noch junge Kernchen, aber ein bisher beschriebenes Nest von solchen fehlt. Hand in Hand mit dem Verlust der Nukleolarsubstanz ist ein allmählicher großer Flüssigkeitsverlust gegangen, das Volumen des Kernes ist gegen früher stark reduziert. Noch ein Schritt weiter, das Ei ist nahezu völlig mit Dotter gefüllt, vielfach treten schon gleich noch zu schildernde Degenerationszustände auf, und der Kern entbehrt jeder Spur von Nukleolarsubstanz (Fig. 11). Der Chromosomenballen aber lockert sich und die einzelnen Elemente, zu Tetraden sich umschlingend, kommen wieder zum Vorschein. Das Liningerüst, das bisher sehr spärlich entfaltet war und den Kernen ein helles Aussehen verlieh, ist etwas dichter gebaut und auch um die Chromosomen zieht ein plas-

matisch sich färbender Saum. Reifeteilungsbilder enthält mein Material nicht.

Ueberschauen wir den geschilderten Vorgang, so drängt sich uns die Annahme auf, daß das Auftreten und Schwinden von Randnukleolen, die allmähliche völlige Auflösung mächtiger Nukleolarsubstanzen lange vor der Reifeteilung und das zeitlich entsprechende Auftauchen eines isolierten Nestes jüngster Kernchen dicht am Kern in einem kausalen Zusammenhang stehen, daß die chromatische Nukleolarsubstanz irgendwie am Aufbau ebenso reagierender primärer kleiner Nukleoli in den akzessorischen Kernen beteiligt ist. Ob dieser Zusammenhang ein direkter ist, also Nukleolen in geformtem Zustand den Kern verlassen, konnte ich auch hier nicht mit Sicherheit entscheiden. Scheinbare Bilder eines solchen Durchtritts finden sich wohl, aber ich bin mir bewußt, daß diese gar nichts beweisen. Man darf hier nicht, wie man es früher leider oft gemacht hat, ohne weiteres von einem beobachteten Durchtritt reden. Deshalb wollen wir uns auch hier zunächst mit der Wahrscheinlichkeit eines Zusammenhanges bescheiden. Nachdem wir gesehen haben, daß in den Nährzellen des Solenius vagus tatsächlich Nukleolen direkt in völlig kernähnliche Gebilde übergehen und wir das auch weiterhin beobachten werden, liegen nach dieser Seite ja keine Bedenken vor. Auffallend bleibt jedenfalls auch, daß der nah verwandte Solenius geringe Entfaltung der Nukleolen und einen ganz allmählichen Schwund derselben zeigt und Kernchennester am Kern vermissen läßt. Zum mindesten steht fest, was dort nicht zu beweisen war, daß neben dem polaren Entstehungsherd ein zweiter am Kern bestehen kann.

Wenn wir das Verhalten der Trophonuklei in den übrigen Regionen des Eies nachholen müssen, so wird sich zeigen, daß allerdings auch hier dieser zweite Entstehungsherd nur eine untergeordnete Rolle gegenüber dem polaren spielt. Wir haben das Ei auf dem Stadium der Fig. 6 verlassen. Die Gruppierung verläuft ganz ähnlich, wie wir es schon anderwärts kennen gelernt haben, die Kernchen schieben sich zunächst weiter nach oben, auch über den Kern hinaus, und lassen nur den Eizapfen und eine kleine angrenzende Zone frei (Fig. 7); vorne quer finden sich dann jetzt und in der Folge die größten Kernchen, sie liegen annähernd einschichtig und zeigen Knospungsbilder, seitlich gibt es keine geschlossene Oberflächenschicht, sondern sie finden sich locker in mehreren

Reihen hintereinander und werden nach hinten zu immer kleiner und zahlreicher. Der hintere Pol ist jetzt von einer enormen Menge kleinster Körnchen eingenommen (Fig. 8). Sie sind in Fig. 8 aus einem Schnitt, nicht etwa kombiniert gezeichnet, in Wirklichkeit aber noch wesentlich dichter gedrängt als in der Abbildung. Zwischen ihnen finden sich vakuolenfreie Granula und besonders etwas nach vorne zu die Derivate des schwammigen Körpers, der sich wieder in einzelne Brocken auflöst, die sich wahrscheinlich auch jetzt noch auf Kosten der Nährzelltätigkeit vermehren. Verblassende Schollen finden sich dazwischen, ähnlich wie auch bei Solenius, über deren Zugehörigkeit die Präparate keinen Aufschluß erteilen. Wie im etwas jüngeren Ei zieht der Sekretstrom nach vorne und enthält in seinem hinteren Teile schon junge Kernchen. Die Verhältnisse liegen offensichtlich wie bei Solenius, nur ist die Intensität der Kernchenbildung hier eine viel größere (vgl. Taf. 2, Fig. 9). Es kann jedoch nicht bewiesen werden, daß alle diese kleinen Granula von den Nährzellen stammen; es bleibt die Möglichkeit, daß ein Teil an Ort und Stelle im Eiplasma entsteht und trotzdem zu akzessorischen Kernen wird, gar wohl bestehen. In der Folge werden wir sogar an anderen Objekten zu einer solchen Annahme notwendig gedrängt werden.

In der Breite nimmt das Ei nach dem eben geschilderten Zustand (Fig. 7) nicht mehr viel zu, in der Länge aber übertrifft es das nahezu dottergefüllte Ei, dem Fig. 9 angehört, um das 5- bis 6 fache. Die kernchenfreie Zone in dieser ist durch den hier in den nächsten Schnitten auftauchenden Zapfen bedingt. Der polare Neubildungsherd ist noch vorhanden, aber etwas weniger in Tätigkeit. Die weiteren hier bisher vorhandenen spezifischen Einschlüsse sind nicht mehr zu erkennen, sie sind entweder aufgelöst oder vom Dotter nicht mehr zu unterscheiden (wie bei Solenius). An den Seiten finden sich nun auch größere Trophonuklei, dicht unter der Oberfläche und nach innen zu in den Dotter eine Strecke weit eindringend an vielen Stellen zahlreiche kleine; im allgemeinen werden sie aber durchweg nach hinten zu kleiner, eine so dichte Ansammlung am Pol liegt jedoch nicht mehr vor. Auch hier muß man unwillkürlich an eine wenigstens teilweise Neuentstehung der Granula und damit der Trophonuklei denken; erwiesen kann sie jedoch kaum werden. Gegen Ende der Dotterbildung fehlen die kleinen Kern-

chen nahezu und stellen sich mannigfache Bilder der Degeneration ein, auf die wir erst eingehen können, wenn wir die Struktur der normalen Kernchen eingehender besprochen haben.

Den aufsteigenden Ast ihrer Entwicklung gibt die Textfig. 8 wieder. Wiederum teilt sich frühzeitig der primäre kleine Nukleolus, bei der Knospung geht ein Teilprodukt in den Tochterkern (f, k, o). Mit dem Anwachsen geht auch eine beträchtliche Vermehrung der Nukleolarsubstanz Hand in Hand, die einzelnen Nukleoli vergrößern sich und teilen sich bzw. geben kleinere Knospen ab, so daß neben recht großen sich sehr kleine Nukleolen finden. In größeren Kernknospen treten auch größere Nukleolen ein (vgl. k mit v). Auffallend ist die spärliche Entfaltung des Liningerüstes, in den kleinen Kern-

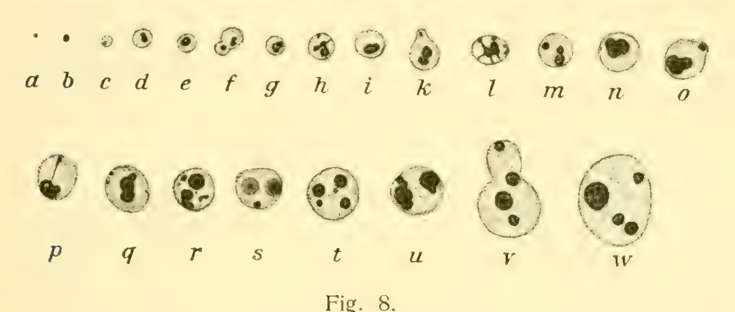


Fig. 8.

chen ist es oft gar nicht zu erkennen und auch in größeren nur auf wenige zarte Bälkchen beschränkt. Die größten unter ihnen erreichen nahezu das Volumen der Eikerne nach der Nukleolenauflösung. Ein Blick auf Textfig. 3 zeigt, daß der Bau der Trophonuklei stark von dem bisher kennengelernten abweicht. Die Nukleolarsubstanz ist viel reicher, das Linin viel schwächer als dort entfaltet. Vergleichen wir nun aber auch den Habitus der beiderlei Eikerne, so gelten dieselben Unterschiede, tatsächlich deckt sich der Strukturcharakter der akzessorischen Kerne in ganz auffallender Weise mit dem des dazugehörigen Eikernes, eine Regel, die wir noch sehr oft werden bestätigt finden (vgl. hiezu Taf. 2, Fig. 12 mit Taf. 3, Fig. 7!).

Die Wege zur Degeneration scheinen nun wieder verschiedene zu sein und entweder durch einen hyper- oder hypochromatischen Zustand hindurchzuführen. Schon auf dem Stadium, dem Fig. 9 angehört, finden sich seitlich Trophonuklei, die nicht zu den geschilderten passen (Taf. 3, Fig. 10). Es sind dies solche, die neben

Nukleolen auch sich intensiv färbende Balken enthalten und von denen alle Uebergänge zu Bläschen führen, die mit einem dichten chromatischen Gerüst durchsetzt werden (siehe auch Textfig. 9); bei anderen ist der Inhalt etwa halbmondförmig an die Membran geflossen (Textfig. 9, d, e, f), und alle diese Zustände finden sich durcheinandergewürfelt mit unzweifelhaften Kernchen und einwandfreien Dotterschollen, deren Inhalt nur nicht homogen fixiert wurde, sondern schaumig oder in Gerüstform geronnen ist. Wo die Grenze zu ziehen ist, kann von Fall zu Fall oft nicht entschieden werden. Textfig. 9 zeigt die Uebergänge, wie sie an einer Stelle sich nebeneinander fanden. Auch in ausgewachsenen Eiern begegnen uns diese Bläschen wieder (Taf. 3, Fig. 12, die dem Ei der Fig. 11

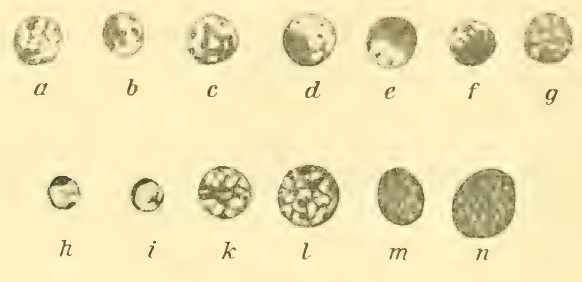


Fig. 9.

entnommen wurde). Daneben aber finden sich hier nun Kernchen, die fast die ganze Nukleolarsubstanz verloren haben und ein etwas dichteres Liningerüst besitzen, also in beiden Punkten dem gleichalten Eikern gleichen (Fig. 11). Auch wo noch die Nukleolen erhalten sind, verblassen sie bei der Differenzierung viel rascher als in einem danebenliegenden jüngeren Ei, scheinen sich also jedenfalls in einem anderen physiologischen Zustand zu befinden. Seitlich findet man dann fortgeschrittene Stadien einer Verklumpung des völlig achromatischen Inhaltes; trotzdem kann man zwischendurch noch mehrfach Kernchenteilung feststellen. Aeltere Eier, in denen die Auflösung noch weiter fortgeschritten wäre, fehlen, wie erwähnt, in den vorliegenden Ovarien.

Die Nährzellen. Im wesentlichen gleichen die Nährzellen denen des vorangehend beschriebenen Tieres. Anfangs enthalten ihre Kerne noch einen ziemlich großen runden Nukleolus, der sich bereits als zusammengesetzt bekundet, das Chromosomenchromatin ist in deutliche plasmatische Lininbalken und eingelagerte

chromatische Granula übergegangen. Das Plasma enthält spärliche färbbare Einschlüsse (Textfig. 10, a; die Zelle gehört zur Eizelle Fig. 15 auf Taf. 3). Auf einem etwas älteren Stadium ist der Nukleolus zerfallen, die Substanzen im Plasma haben sich vermehrt (Textfig. 10,



Fig. 10.

b, c). Im Gegensatz zu den Nährzellen des Solenius bleiben nun die Granulationen im Liningerüst stets stark färbbar und vermehren sich mit dem Wachstum des Kernes lebhaft, so daß die Kerne einen etwas abweichenden Habitus bekommen. Inwieweit die Granula sich selbständig vermehren und von den Nukleolen abgegeben werden, kann ich nicht entscheiden, jedenfalls ist beides denkbar. Bei der

Vermehrung der Nukleolen nehmen diese oft bandförmige und hufeisenähnliche Gestalt an (Textfig. 10, d, auch noch einem sehr jungen Ei angehörig), die Struktur, die bei stärkerer Differenzierung zum Vorschein kommt, gleicht der bei Solenius auch anfangs fast ausschließlich vorhandenen (Taf. 1, Fig. 8, 9), d. h. eine Grundsubstanz, aus Plastin gebildet, ist von stärker färbbaren Granulis allseitig durchsetzt. Während aber dort nun die beschriebenen komplizierten Zustände diese ablösen, bleibt bei Andrena der jugendliche Zustand stets erhalten (Textfig. 10, e, an einigen zu erkennen). Die lebhafte Sekretbildung an der Kernoberfläche stellt sich auch ein; lag dort das Sekret der Kernmembran unmittelbar an, so ist hier fast durchweg eine sekretfreie flüssigkeitsreichere Zone eingeschoben; später wird sie undeutlich (vgl. Textfig. 10, d und e).

Vor allem interessiert natürlich nun, ob sich auch bei Andrena im Kern und im Plasma Kerne zeigen. Letzteres ist ohne weiteres zu bejahen; schon in Nährzellen, die zu recht jungen Eiern, die noch lange Zeit bis zur Dotterbildung brauchen, gehören, finden sich vereinzelte kleine Kernchen; wir geben sie von einer älteren Nährzelle wieder (Textfig. 10, e), wieder alle vorhandenen Kernchen in eine Ebene verlegt, der Nukleolarapparat aber dem Inhalt eines Schnittes entsprechend. Die Zelle lag der Länge nach dem Eifollikel unmittelbar an. Auch hier bestätigt sich überhaupt, daß nur die eiwärts gelegenen Nährzellen Trophonuklei entwickeln. Diese werden nie so groß wie bei Solenius, ja zum Teil handelt es sich um sehr kleine Kernchen. Sie liegen alle in Kernnähe, oft recht dicht bei ihm, die Struktur ist sofort als die der im Ei vorhandenen zu erkennen, d. h. das Kerngerüst ist nur dürftig entfaltet, die Nukleolarsubstanz relativ reichlich vorhanden. Während nun bei Solenius gleichzeitig sich im Kern die merkwürdigen, kernartigen, aus Nukleolen entstandenen Gebilde fanden, fehlen sie hier. Nichts im Kern, von einigen recht wenig Farbe annehmenden Nukleolen vielleicht abgesehen, erinnert hier irgendwie daran. Deshalb müssen wir hier unbedingt der Auffassung zuneigen, daß diese Kernchen nach den gleichen Gesetzen wie im Ei aus Sekrettröpfchen sich im Nährzellplasma entwickelten. Bei Solenius haben wir diese Möglichkeit ja ebenfalls eingeräumt, dabei aber doch auch an die andere gedacht, die die Kerne als solche aus dem Mutterkern austreten ließ.

Immerhin kommt auch bei Andrena etwas vor, was jener endogenen Kernbildung direkt an die Seite zu stellen ist, allerdings als

eine ausgesprochen pathologische Erscheinung. Während andere Ovarien gar nichts davon zeigten, fand ich in e i n e m die Nukleolen der dem Ei zunächst liegenden Nährzellen zu ähnlichen kernartigen Gebilden aufgequollen. Während es sich aber dort um einen allmählich angebahnten, in völlig geordneten Wegen sich entwickelnden allgemein vorhandenen Prozeß handelte, scheint er hier gar stürmisch abzulaufen. Die Textfig. 11 zeigt einen solchen. Ein großer Teil der Nukleolen ist achromatisch geworden und hat sich durch Wasseraufnahme vergrößert; vorher unregelmäßig ge-

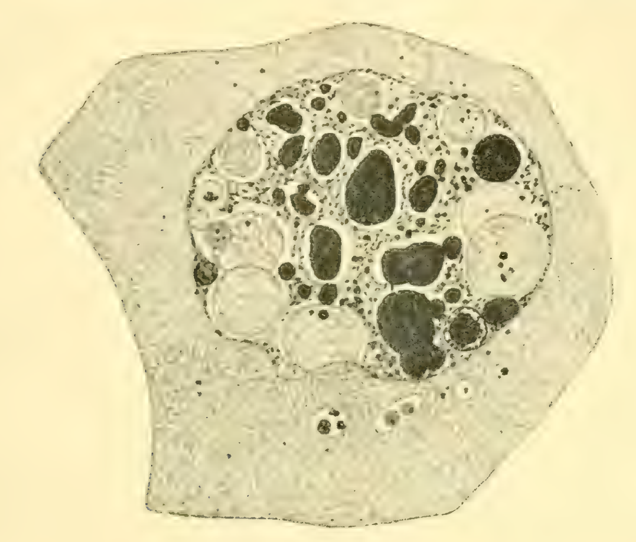


Fig. 11.

staltet, stellen sie jetzt ganz regelmäßige runde Bläschen dar; es ist offenbar eine besondere Membran an der Oberfläche gebildet worden. Auch bei Andrena tritt die Tendenz hiezu vor allem nächst der Kernmembran auf, im Inneren liegen noch mehrfach unveränderte Nukleolen; zwischen ihnen und den Kernen, sich von ihnen sondernd, das mit chromatischen Körnchen beschickte Liningerüst. In das Gerüstwerk der Bläschen sind wie bei Solenius vereinzelte chromatische Tröpfchen eingelagert.

Im Plasma liegt nur spärliches Sekret und einige echte akzessorische Kerne. Im wesentlichen handelt es sich natürlich um den gleichen Vorgang wie bei Solenius; haben wir schon dort gesagt daß die Erscheinung wohl keinen Effekt hat, „mit dem das Ei

rechnet", sondern als eine in gewissen prinziellen Fähigkeiten der Nukleolarsubstanz begründete, in diesem Falle nebensächliche anzusehen ist, so gilt dies hier in viel höherem Maße. Hier liegen offenbar pathologisch gestörte Zellen vor, die aber doch wegen der weitgehenden Modifikation, die ihre Nukleolen erleiden, nicht uninteressant sind.

Zusammenfassung. Vergleichen wir nun zum Schlusse die Verhältnisse bei Andrena mit denen bei Solenius, so gelangen wir zu einigen wichtigen Erweiterungen. *Es stellt sich heraus, daß neben dem Bildungsherd der Trophonuklei am hinteren Eipol gleichzeitig einer am Eikern vorhanden sein kann und daß dem Auftreten der Kernchen daselbst ein gleichzeitiges Auftauchen von Randnukleolen und ein allmählicher völliger Schwund der beträchtlich angewachsenen Nukleolarsubstanz parallel geht. Die Annahme, daß die dortigen Trophonuklei in irgend einer Weise als ein Sekretionsprodukt des Eikerns anzusehen sind, wird dadurch äußerst nahegelegt. Die Struktur der Kernchen weicht von Objekt zu Objekt stark ab und ist unabhängig von der wahrscheinlich vorhandenen doppelten Entstehungsweise bei einem Objekt die gleiche. Sie weist hier im Bau des Kerngerüstes (Linin- und Enchylemreichtum) und Entfaltung des Nukleolarapparates jeweils große Aehnlichkeit mit dem Eikern der betreffenden Spezies auf.* Inwieweit wir dies verallgemeinern dürfen, wird die Folge zeigen. *Die Degeneration der Kernchen läuft entweder unter Hyperchromasie- oder Hypochromasieerscheinungen ab. Resorption und direkter Uebergang in Dotterkugeln scheinen auch hier nebeneinander vorzukommen. Im Nährzellplasma treten Kernchen vom gleichen Bau auf wie im Ei, die auf das chromatische Sekret der Zelle zurückzuführen sind. Eine Entstehung dieser Kerne im Hauptkern ist hier auszuschließen. Zu einer ähnlichen Um-*

wandlung der Nährzellnukleolen zu kernartigen Gebilden, wie bei Solenius, kommt es nur in ausgesprochen pathologischen Fällen. Die Struktur der Nährzellkerne weicht von der bei Solenius insofern ab, als das Linin reicher an Chromatingranulis ist und die Nukleolen, auch deutlich aus Plastin und Chromatin zusammengesetzt, einen etwas einfacheren Bau zeigen. Die Sekretion der safraninophilen Substanz geht ähnlich an der Kernoberfläche der Nährzellen vor sich. Schließlich muß betont werden, daß wenn auch sichtlich der größere Teil der Trophonuklei, die in so enormer Anzahl am hinteren Eipol entstehen, auf ein chromatisches Nährzellsekret zurückzuführen ist, die Möglichkeit doch nicht ausgeschlossen werden kann, daß solche Chromatingranula, die in der Folge in die Nukleolen der Trophonuklei übergehen, an dieser Stelle neu entstehen; das gleiche gilt für die zeitweise an den Seiten des Eies in großer Menge sich findenden Granula und Kernbildungsstadien.

b) Osmia rufa.

Mit wenigen Worten sei auf das Schicksal der Kernchen bei Osmia rufa eingegangen; es lag mir hievon nur ein beschränktes Material vor[1]. Im großen und ganzen liegen die Verhältnisse zudem wie bei den schon beschriebenen Formen. Im jungen Ei (Textfig. 12 a) liegen neben den runden, kleinen Sekrettropfen fädige Strukturen, die zum Teil einer blassen Grundsubstanz aufliegen, gegen die Oberfläche des Eies zu; zwischen Kern und Follikel fehlen sie aber und oft kann man sie dort an der Innenseite des Kernes in einigem Abstand vorbeiziehen sehen, ein sicherer Hinweis, daß sie nicht der Tätigkeit des Follikels, an die man denken könnte, ihren Ursprung verdanken, sondern eher den Nährzellen, in deren Plasma sich noch beiderlei Einschlüsse zu dieser Zeit reichlich finden. Später schwindet diese letztere Struktur, zum Teil wird sie vielleicht auch nach hinten zusammengedrängt, denn dort finden sich wieder, wie wir es nun schon gewohnt sind, mannigfache derartige Einschlüsse, die später zum großen Teil zu einer großen plasmatisch sich färbenden Kugel zusammenfließen.

Ein ausgesprochenes polares Entstehungszentrum für die Kernchen fehlt bei Osmia rufa, wohl finden sich hier auch lange Zeit

[1] Ich danke es der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Armbruster, Berlin.

sehr kleine Kernchen, aber nie in annähernd solchen Massen wie etwa bei Andrena. Sie sind überhaupt nicht sehr mächtig entwickelt und die einwandernden Nährzellsekrete scheinen mehr diffus nach den Seiten ausweichend keinen lokalisierten Neubildungsherd zu veranlassen. Die Kernchen sind wieder streng oberflächlich angeordnet, vielfach nur einschichtig.

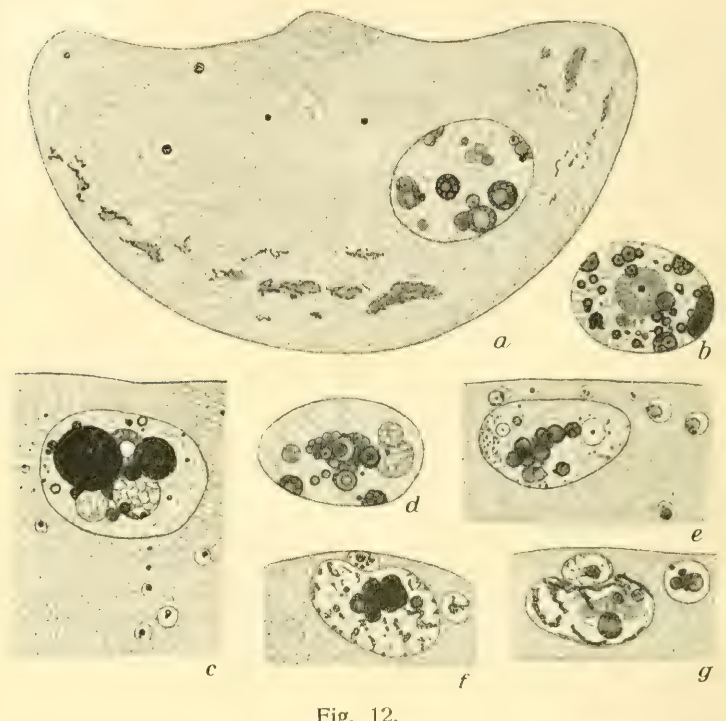


Fig. 12.

Auch der Kern scheint an ihrer Bildung beteiligt zu sein. Aehnlich wie bei Andrena füllt er sich mit zahlreichen Nukleolen und verliert sie um die Zeit der Dotterbildung wieder. Schon das Ei in Textfig. 12a besitzt zahlreiche Nukleolen; sie sind von schaumiger Struktur, haben gerne in der Mitte eine besonders große Vakuole; vielfach in dieser wieder ein feines chromatisches Korn. Sie sind bereits in lebhafter Knospung begriffen; die Tochternukleoli können sogleich wieder schaumig gebaut oder homogen chromatisch sein. Nicht viel älter ist das Ei, dessen Kern bereits auf solche Weise eine große Anzahl kleiner bis kleinster Nukleoli erhalten hat, die zum Teil noch in Sproßverbänden vereinigt sind. Ein

besonders großer, fein schaumig strukturierter Nukleolus mit zentralem Korn in einer Vakuole fällt besonders auf. Gleich nach dieser Anreicherung der Nukleolarsubstanz setzt die Kernchenbildung ein und damit der Schwund der kleinen Nukleolen (Fig. c), gewiß ein auffälliges Zusammentreffen; wenn man dazunimmt, daß sich dann in nächster Nähe des Kernes Kernchen finden und zwischen ihnen noch des Flüssigkeitshofes entbehrende Granula, die den kleinsten Nukleolis im Eikern gleichen, liegt die Vermutung einer Emission eben so nahe wie bei Andrena. Mit dem Schwund der kleinen Nukleolen geht ein Heranwachsen zentralgelegener zu großen Bläschen Hand in Hand; zum Teil bekommen diese ein feines Gerüst, das einem Kerngerüst recht ähnelt. Auch diese erleiden offenbar wieder einen erneuten Zerfall, ein komplizierter Knospungskomplex erfüllt bald darauf statt ihrer den Kern (Textfig. 12, d; auf einem zweiten Schnitt etwa derselbe Anblick), worauf derselbe alsbald wieder etwas leerer wird (Textfig. 12, e). Rund um den Kern liegen gleichzeitig junge Kernchen. Ihre Nukleolen haben eine große Aehnlichkeit mit vielen, die sich im Eikern finden, d. h. sie bestehen aus einer blassen Kugel und zentralem Korn und färbbaren Substanzen in der Rindenschicht. Ob diese auf solchem Stadium den Eikern verlassen und sich mit einer Vakuole umgeben, oder ob kleinste Vakuolen austreten und solche außen und im Kern den gleichen Entwicklungsgang durchmachen? Wir können es nicht entscheiden. Bisher gestatteten uns unsere Präparate die Chromosomen nicht zu erkennen; entweder waren sie unter den Nukleolen in verklebtem Zustand verborgen geblieben oder sind sie, sich völlig entfärbend, in das Liningerüst eingegangen. Für letzteres spricht, daß sie später in diesem wieder auftauchen. Zu Beginn der Dotterbildung lassen sich in einem allerdings auch weniger entfärbten Präparat dichtere Züge im Linin erkennen; der Kern ist jetzt auch ärmer an Nukleolarsubstanz (Textfig. 12, f) und in wenig älterem Ei sind die Chromosomen sogar als recht distinkte Gebilde im ganzen Kern verteilt neben spärlichen Nukleolen zu sehen. Aeltere Stadien liegen nicht vor.

Die Nukleolenverhältnisse gleichen also sehr denen bei Andrena, wo auch eine mehrfache Verminderung und eine Neubildung von zentralen, zeitweise recht großen Nukleolen zu beobachten war. Die Erschöpfung tritt in beiden Fällen recht früh auf, die beträcht-

lichste Entfaltung fällt mit der Entstehungsphase der Kernchen zusammen und keineswegs etwa mit der Dotterbildung, während der die Eikerne schon ihre Nukleolen fast völlig verloren haben.

Was die Struktur der akzessorischen Kerne anlangt, so überrascht es uns schon nicht mehr, wenn wir sie der des Eikernes sehr ähnlich finden. Die charakteristischen Nukleolenformen (Ringchen, Bläschen, Inhaltskörper) stellen sich in ihnen genau so ein; auch die lebhafte Vermehrung durch Knospung, das Auftreten kleinster chromatischer Nukleolen geht an ihnen vor sich. Knospung ist auch hier häufig zu beobachten (Textfig. 13; Knospung bei f, l, m). Ein Kernchen, wie das in Fig. 13, k gezeichnete, erscheint völlig wie ein verkleinerter Eikern etwa der Fig. 12, d.

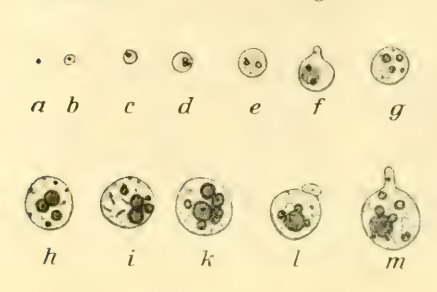


Fig. 13.

Die Nährzellen sezernieren offenbar weniger heftig; die in der Nähe des Eies gelegen sind auf späteren Stadien arm an Sekret, die mehr entfernten und die jüngeren erzeugen das Sekret wieder deutlich in Kernnähe und zwar vor allem in Nischen, die derselbe bildet. Hier liegen anscheinend homogene, blasser färbbare Brocken, deren intensiver färbbares Sekret aufsitzt; diese Basis scheint von Wichtigkeit für dessen Bildung zu sein, manchmal verlängert sie sich etwas und trägt an der Spitze ein Sekrettröpfchen (Textfig.14, b, rechts). Dem Liningerüst sind neben den Nukleolen wie bei Andrena Chromatinkörner reichlich eingelagert.

Die Nukleolen weisen bei stärkerer Extrahierung einen recht merkwürdigen Bau auf. Zum Teil erinnern sie an jene von Solenius, bestehen also aus Plastin- und Chromatineinlagerungen, zum Teil aber befinden sie sich in Knospung und liefern ähnliche Komplexe, wie wir sie im Eikern haben auftreten sehen. Eigentümlich ist dabei vor allem, daß diese dann von einer deutlichen Hülle umzogen sind, die sie vom Gerüst isoliert und in einer Enchylemansammlung schweben läßt. Diese Hülle ist nicht stets rund, sondern entspricht der Form des eingeschlossenen Nukleolus. Mehrfach ist eine konzentrische Schichtung deutlich zu erkennen, bis zu drei Zonen außer der Hülle glaube ich zählen zu können, in deren innersten dann noch

ein Korn liegen kann. In Textfig. 14, b habe ich die Verhältnisse, die sehr klein und schwer scharf zu sehen waren, so, wie sie sich mir darstellten, wiederzugeben versucht.

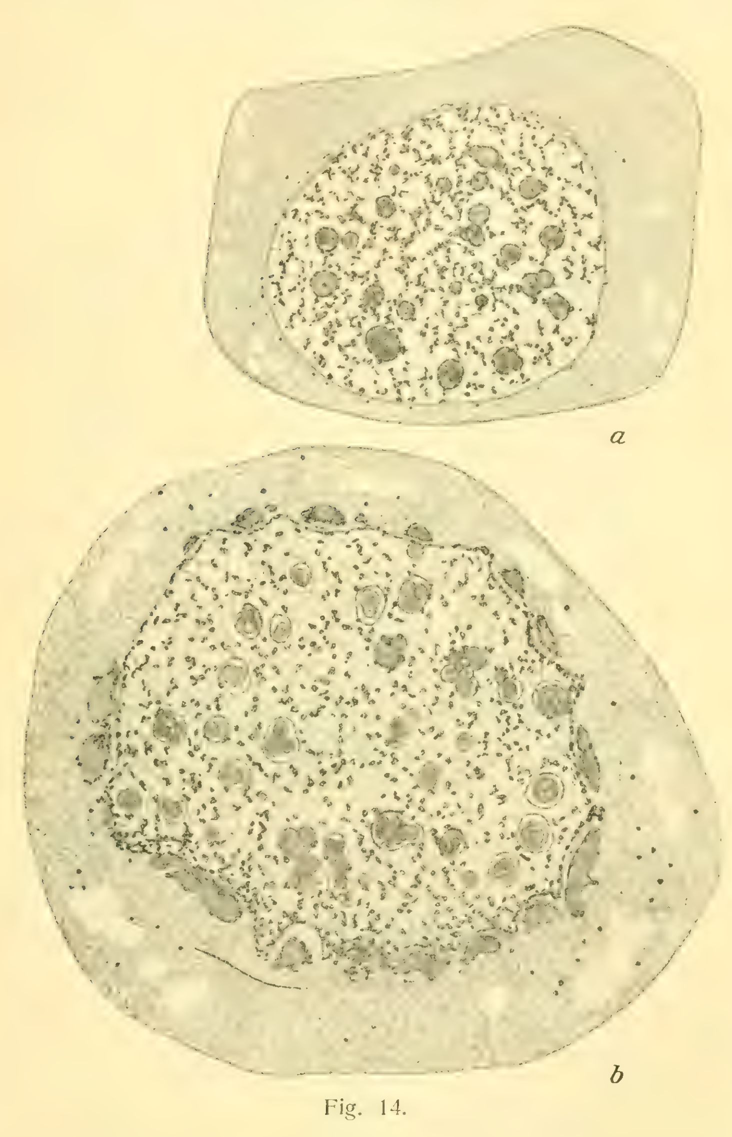


Fig. 14.

Die Absonderung der Nukleolen von ihrer Umgebung erinnert an die besonderen Wege, die manche Nukleolen bei Solenius einschlugen; man könnte auch hier vielleicht die Dinge so deuten,

daß ein Versuch des Nukleolus, sich selbständig als Kern zu entfalten, vorliegt, indem er sich und einen klaren Flüssigkeitshof mit einer Membran abgrenzt und sich innerhalb dieser, ähnlich wie die Eikern- und Kernchennukleolen durch Knospung vermehrt. Kernchen im Plasma der Nährzellen fand ich nie.

Osmia rufa stellt also einen Typus dar, bei dem die Kernchenbildung weniger lebhaft und ohne ausgesprochenes polares Entstehungszentrum vor sich geht. Der Eikern nimmt an ihrer Bildung wahrscheinlich auch lebhaften Anteil. Er entfaltet periodisch zahlreiche Nukleolen, die kurz darauf wieder schwinden. Die charakteristische Form derselben kehrt ganz in der gleichen Weise in den akzessorischen Kernen wieder.

c) Sphecodes und Prosopis.

Ich habe noch zwei weitere solitäre Bienen untersucht, Sphecodes gibbus L. und Prosopis sinuata Schenk. Es ist nicht ohne Interesse, die beiden einander gegenüberzustellen. War bei Andrena zunächst die Bildung der Trophonuklei inmitten des jungen Eies und etwas später vor allem am hinteren Eipol zu beobachten, sekundär aber auch noch unmittelbar am Eikern, bei Osmia rufa dagegen das Fehlen eines polaren Entstehungsherdes im Plasma festzustellen, aber auch eine Anteilnahme des Eikerns, wenn auch topographisch weniger ausgesprochen, zu vermuten, so beginnt bei Sphecodes die Kernchenbildung zunächst ausschließlich in unmittelbarer Nachbarschaft des Eikernes. Im Gegensatz zu Andrena, bei der die Trophonuklei nur an einer Seite, der nach außen schauenden, auftraten, erhält aber der Sphecodeseikern einen ganzen Kranz von kleinen Kernen (Textfig. 15 c). Später treten solche auch an den Oberflächen der Eizelle auf, aber auch dann wird die allseitige Ansammlung um den Eikern noch beibehalten. Wir werden diesen Typus noch bei den Ameisen und Wespen eingehender zu behandeln haben und beschränken uns daher hier darauf, sein Vorkommen auch bei den Apiden festgestellt zu haben.

Bei Prosopis sinuata dagegen sind keine topographischen Beziehungen der jungen Trophonuklei zum Eikern vorhanden (Text-

fig. 15 a, b). Sie treten später auf als bei Sphecodes (vgl. a mit c!) und finden sich zunächst vor allem vorne quer unter der Eioberfläche und seitlich, wo sie nach hinten zu viel spärlicher werden. Die Tetraden werden wieder zu einem dichten Klumpen zusammengeballt, die Nukleolen scheinen während der Bildungsperiode der akzessorischen Kerne nicht wesentlich vermindert zu werden.

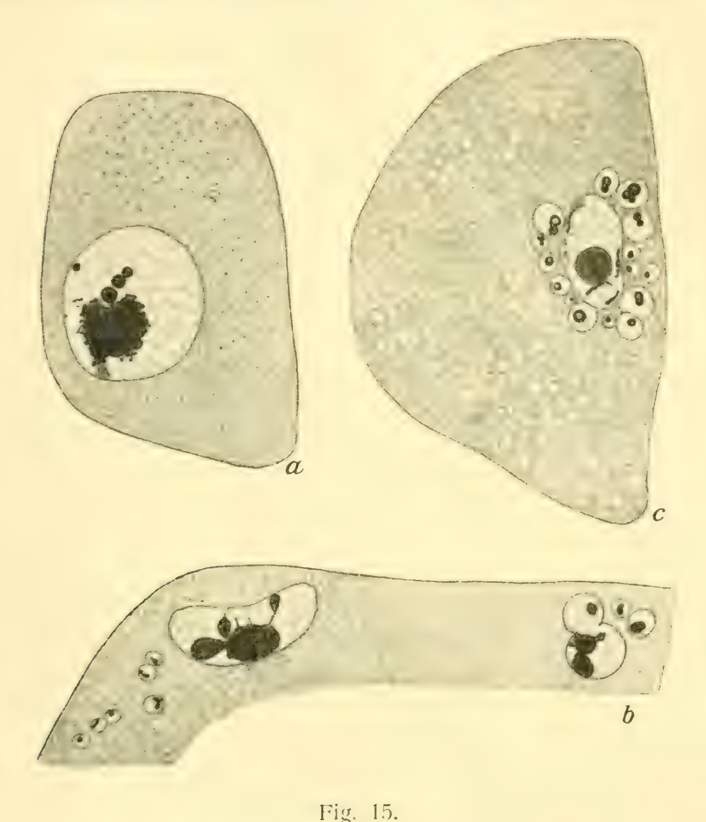


Fig. 15.

d) Bombus. (Taf. 4.)

Schon bei Osmia rufa konnten wir beobachten, daß das polare Entstehungszentrum der akzessorischen Kerne nahezu ganz in Wegfall kam, bei Sphecodes war dies noch deutlicher. Bei den Hummeln ist es ebenfalls der Fall. Ich habe eine Anzahl Bombusspezies studiert (B. silvarum, lapidarius, terrestris, agrorum). Die Verhältnisse liegen bei allen gleich; ich halte mich hier im speziellen an Bombus agrorum. Die Abbildungen, die ich von dessen Ovar

gebe, sind vor allem nach Safranin-Lichtgrünpräparaten gegeben, denen eine Fixierung mit dem Bendaschen Gemisch zugrunde lag. An ihnen läßt sich ein klarer Einblick in das Nebeneinander der Fettgranula und safraninophilen Körnchen gewinnen. Wir können an ihnen unsre bisher gewonnene Anschauung über die Entstehung der akzessorischen Kerne nur bestätigt finden. Die jüngsten Stadien liegen mir merkwürdigerweise in zwei Typen vor, die sich bei der gleichen Spezies fanden. Fig. 1—9 (Taf. 4) liegen in ein und derselben Eiröhre; an ihrer Hand sei zunächst das Heranwachsen von Ei- und Nährzelle beschrieben. In den jüngsten vorliegenden Ovocyten (Fig. 1) ist schon eine ganz beträchtliche Fettansammlung zu bemerken; große und kleine Tropfen davon erfüllen das Plasma, die Nährzellen, die noch viel kleiner sind, führen nur wenige größere oder kleinere Fetttröpfchen; safraninophile Substanz aber findet sich im Plasma beider Zellsorten nicht. Wohl aber färben sich die Nukleolen intensiv mit diesem Farbstoff, wie wir es ja schon gewohnt sind. In den Nährzellkernen ist der ursprünglich in der Einzahl vorhandene Nukleolus schon zerfallen und auch die nun vorliegenden Tochternukleolen künden schon wieder eine weitere baldige Zerklüftung an. Das Liningerüst ist an den Knotenpunkten besonders verdickt. Die Tetraden der Ovocyte sind bei dieser Färbung in ihren feineren Einzelheiten nicht zu studieren, sie färben sich bereits intensiv plasmatisch, sind mehr oder weniger verklebt und reichlich durchsetzt von chromatischen Nukleolen von wechselnder Größe. Die Art, wie sie mit geringen Ausnahmen streng dem chromosomalen Substrat folgen, macht es wahrscheinlich, daß ihre Entstehung von diesem irgendwie abhängt; der gleichzeitige Verlust der Chromosomenchromatizität legt es nahe, an einen direkten Zusammenhang des ursprünglichen Tetradenchromatins und des Nukleolenchromatins zu denken, sie also als Abschmelzungsnukleolen anzusehen. Nötig ist das jedoch keineswegs, denn schon die bisher besprochenen Objekte haben uns gezeigt, daß die oxychromatische Substanz Entstehungsherd für völlig neu in die Erscheinung tretendes Basichromatin in Nukleolenform sein kann. Während nun die Ei- und Nährzelle etwas heranwächst, ändert sich die Sachlage wenig. Lediglich ist zu konstatieren, daß nun (vorher vielleicht nur im Fett verborgene?) ganz vereinzelte rote Granula im Plasma der Eizelle auftauchen, von der Größe der kleineren Nukleoli; das Fett vermehrt sich nicht wesentlich, es tritt vielmehr eine periphere,

fettärmere Plasmazone auf, die Nährzellen führen vielleicht etwas mehr Fett als vordem, obwohl bereits der Fettimport von diesen in die Eizelle einsetzt. In Fig. 2 (Taf. 4) ist eine Kommunikation zwischen beiden Zellen — durch etwas verdichtetes Plasma ausgezeichnet — getroffen, Fetttröpfchen findet man dort in nächster Nähe beider Zellen. Die Oeffnung wird, wie mit Heidenhainschem Hämatoxylin gefärbte Präparate lehren, durch zwei parallel verlaufende Ringe versteift. Ein wie gesagt in der nämlichen Eiröhre nun folgendes Ei enthält das Fett in kleinen Tröpfchen, die ziemlich locker gelagert sind. Wenn tatsächlich die Entwicklung normalerweise so abläuft, mußten also die großen Fettropfen zerfallen sein; während sich im nur wenig gewachsenen Kern nichts geändert hat, finden sich nun im Ovocytenplasma safraninophile Substanzen zahlreicher, zum Teil recht ansehnliche Schollen (Fig. 3). Die Nährzellen aber sind wieder verschieden gestaltet, je nach ihrer Lage zum Ei; in seiner nächsten Nähe sind sie etwas schneller gewachsen (Fig. 4); Fett ist in ihnen nur noch in kleinsten Körnchen vorhanden, der Rest also sicher in die Ovocyte gewandert, vereinzelte safraninophile Granula sind zu finden. Der Nukleolenzerfall ist kaum fortgeschritten; vom Ei entfernt sind die Zellen im Wachstum zurückgeblieben, Fett ist auch in größeren Tröpfchen vorhanden, die Abgabe in das Ei ist hier, wo die Substanzen ja mehrere Zellen zu diesem Zweck durchwandern müssen, offenbar schwieriger, der Nukleolenzerfall aber ist deutlich erkennbar etwas schneller fortgeschritten (Fig. 5). Daß auch safraninophiles Sekret nun in die Ovocyte aus den Nährzellen übertritt, bekunden die folgenden wichtigen Stadien Fig. 6 und Fig 8. Unmittelbar vor dem Eieingang liegt schon in Fig. 6 ein solches Korn. Die Zerstäubung des Fettes in der Ovocyte ist — einige wenige größere Kugeln ausgenommen — weiter fortgeschritten, die Körnchen durchsetzen das Plasma gleichmäßig, nur ein schmaler Rand bleibt frei. Die kurz vorher aber im Plasma autogen entstandenen „roten" Schollen, die sich noch bedeutend vermehrten, werden alle in die hintere Eiregion verlagert, wo sie nun in wechselnder Größe und Gestalt liegen. Es fällt auf, daß sie sich keineswegs so leuchtend mit Safranin färben, wie die stets runden Granula, die nun in der Folge von den Nährzellen in immer beträchtlicherem Grade produziert und importiert werden, und daß ihre Kontur stets etwas unscharf erscheint. Zwischen ihnen liegen einige sich ebenso färbende Fibrillen, wie wir ihnen auch schon

bei anderen Objekten begegnet sind. Von den Nukleolen des Eikernes sind zwei besonders angewachsen; in den Nährzellen sind die schon genannten Differenzen weiterhin vorhanden, die Fettproduktion steigert sich besonders in vom Ei entfernten Zellen, wenn dies nicht nur durch eine Substanzstauung vorgetäuscht wird (Fig. 7). Die Nukleolarsubstanz wächst und führt besonders hier auch zu den mannigfachsten Zerfallsbildern.

Bisher ist die Eizelle mehr in die Breite als in die Länge gewachsen. Nun wird das Längenwachstum rasch nachgeholt, ohne daß die Zelle viel in die Breite wächst (Fig. 8). Der hintere Pol fällt nun noch mehr als bisher durch seine besonderen Einlagerungen auf. Zu den roten Schollen gesellen sich noch zahlreiche besonders große Fetttropfen, die vereinzelt allerdings auch weiter nach vorne liegen, neben den zierlichen, sich chromatisch färbenden Fädchen liegen derbe, plasmatisch gefärbte Balken, auf deren Herkunft wir noch zu sprechen kommen werden. Fettkörnchen durchsetzen fast die ganze Eizelle; besonders aber ist dieselbe dadurch ausgezeichnet, daß nun die Sekretion der safraninophilen Tröpfchen heftiger einsetzt. Es ist als ein Hinweis auf ihre Herkunft aus den Nährzellen anzusehen, daß sie sich zunächst nur im vorderen Teil des Plasmas zeigen, also zwischen Kern und Nährzellöffnungen. An der in unserer Figur gerade getroffenen Mündung liegen einige besonders große Tröpfchen; entsprechend zahlreicher sind diese Körnchen nun auch im Nährzellplasma und zwar zunächst nur in den mit dem Ei unmittelbar zusammenhängenden Zellen, wo sich zwischen ihnen nur wenig Fett befindet. Die Nukleolen der Kerne, die nun sogar den selbst beträchtlich gewachsenen Eikern an Größe erreichen, sind auch weiter nicht so sehr zerfallen, wie in den vom Ei entfernten Zellen, aber sie sind statt dessen zum Teil etwas mehr herangewachsen. Aber auch diese offenbaren alle deutlich ihren zusammengesetzten Bau und zwischen ihnen finden sich kleinste rote Granula zerstreut, die denen im Plasma völlig gleichen. Fig. 9 gibt die eientfernte, kleinere, fettreichere Nährzelle desselben Eies wieder, ihr Plasma ist fast frei von roten Körnchen, die Nukleolen zerfallen zum Teil unter merkwürdiger Fädchenbildung.

Der Eikern hat sich immer noch nicht viel verändert, nur ist er größer geworden und die Nukleolen haben sich allmählich großenteils von der Chromosomenunterlage gelöst, eine etwas dichtere schmale Plasmazone umgibt ihn.

In anderen Eiröhren liegen die Verhältnisse in den jüngsten Eiern insofern anders, als entsprechend große Ovocyten zunächst viel weniger und feiner verteiltes Fett im Plasma führen, aber zahlreichere rote Tröpfchen (Fig. 10; vgl. sie mit Fig. 11). Auch die Kerne weisen Verschiedenheiten auf. Die Chromosomen sind weniger zusammengeballt, mehr isoliert und die Nukleolarsubstanz ist weniger reichlich; besonders die vielen kleinen Nukleoli fehlen. Dafür aber hat in j e d e m Kern der eine oder andere Nukleolus innige Beziehungen zur Kernmembran angeknüpft; er liegt ihr nämlich linsenförmig an, fließt oft ganz flach an ihr auseinander und wölbt sich auch mehr oder weniger nach außen vor (Fig. 10 und 11). Man gewinnt hiebei ganz den Eindruck einer völligen Imprägnation der Membran mit der Nukleolarsubstanz. Ob die naheliegende Vorstellung, die man auch an anderweitig beobachtete ähnliche Bilder geknüpft hat, daß es sich hier um eine Stoffabgabe an das Plasma handle, richtig ist, kann auch hier nicht bewiesen werden, wir neigen ihr aber entschieden zu. Jedenfalls hat der Zustand an dieser Stelle gar nichts Zufälliges, sondern ist außerordentlich charakteristisch für das Stadium. Die schon einmal kurz erwähnten plasmatisch sich färbenden dicken Balken können schon hier vorkommen, ja in manchen Präparaten sind sie ganz besonders entfaltet. Gelegentlich stellen sie einen großen um den Kern gelegten Ring dar (Fig. 12). Ihre Struktur ist nicht etwa homogen, sondern scheinbar aus feineren Fibrillen, die einer helleren Grundsubstanz eingelagert sind, aufgebaut.

Auch solche Jugendzustände gehen in Ovocyten über, die ganz denen in Fig. 3 und 6 gleichen. Wenn nicht etwa eine nun nicht mehr festzustellende Vermengung zweier Varietäten bei der Konservierung vorliegt, so sind wohl die jungen Ovocyten mit so beträchtlicher Fettentwicklung und verspäteter Bildung der autogenen safraninophilen Substanzen als atypisch zu betrachten. Es macht den Eindruck, wie wenn diese Fettansammlung einer Depressionsperiode der Zellen entspräche, die vielleicht in einer abnormerweise in dem betreffenden Ovar eingetretenen Stockung begründet ist.

Wichtig ist für die akzessorischen Kerne, daß sich jedenfalls die primär in der Ovocyte selbst vorhandenen safraninophilen Schollen räumlich und morphologisch streng sondern von den in einer zweiten Phase von den Nährzellen hereinsezernierten Granulis.

Denn alles weist wieder darauf hin, daß aus ihnen die Trophonuklei sich entwickeln. Fig. 13 entstammt einer Eizelle, in deren Plasma die ersten von ihnen sich zeigen. Die Dotterkörner vergrößern sich wieder, sind wohl nach vorne zu etwas spärlicher, finden sich aber sonst im ganzen Ei noch in gleicher Weise. Die besonderen Einlagerungen am hinteren Pol persistieren, nur liegen sie jetzt inmitten reichlicher Fettmassen. Der Kern ist an die Seite gerückt, wie gewöhnlich bei den Hymenopteren, und beginnt sich der Eioberfläche entsprechend abzuplatten. Die Nukleolen sind im allgemeinen klein geblieben, nur einer ist beträchtlich gewachsen und mit Vakuolen, die stark lichtbrechend erscheinen, erfüllt. Die Chromosomen scheinen sich mehr voneinander zu trennen, sie sind jetzt nahezu frei von den kleinen chromatischen Einlagerungen. Die safraninophilen Granula haben sich vermehrt, sie stellen teils kleinste Körnchen, teils, besonders in der Mitte, größere Kugeln dar. Ihre Verteilung ist keine ganz gleichmäßige. Dichter angesammelt haben sie sich in der Nähe der Eioberfläche und besonders auch um den Eikern. Die meisten liegen unmittelbar im Plasma eingelagert, nur einige zeigen helle, kleine, scharfbegrenzte Vakuolen; diese letzteren können wir mit Sicherheit als die jüngsten akzessorischen Kerne bezeichnen; neben solchen mit einem einzigen unversehrten Granulum im Inneren gibt es etwas größere, die bereits zwei Körnchen führen oder besonders charakteristische, in denen eine Plastingrundlage zum Vorschein kommt, der rundum kleinste chromatische Granula eingelagert sind. Diese ersten Stadien sind besonders nächst der Innenseite des Kernes und sonst mehr oberflächenwärts zu finden, womit schon die künftig bevorzugten Lagen angedeutet sind. In dem schmalen Raum zwischen Kern und Oberfläche des Eies, in dem sich neben Fetttröpfchen zahlreiche rote Granula zeigen, kommt es nicht zur Bläschenbildung. Ein Beweis, daß alle diese Granula von den Nährzellen stammen, ist unmöglich zu führen; es bleibt stets noch die Möglichkeit, daß ein Teil derselben im Eiplasma selbst neu entsteht.

Diese kleinsten Kernchen sind nur bei sorgfältigem Studium zu entdecken, die Einzelheiten in ihrem Innern liegen an der Grenze des deutlich Erkennbaren; immerhin läßt sich mehr davon beobachten, als zeichnerisch in dem kleinen Raum wiedergeben. In den Nährzellen steigert sich gleichzeitig die Bildung von Fett und roten Körnchen gewaltig, wobei der Unterschied zwischen ei-nahen und ei-fernen

Zellen verwischt wird. Fig. 14 gehört zu einem Ei, das etwa so alt ist wie das eben besprochene. Die Fetttröpfchen neigen noch mehr als bisher dazu, in dichten Häufchen beisammen zu liegen und die Kernnähe zu meiden. Die Vermehrung der Nukleolarsubstanz ist ständig fortgeschritten. Auch die umgebenden Follikelzellen führen Fett.

Was können wir mit Sicherheit einem Ei wie dem in Fig. 13 gezeichneten bezüglich der so wichtigen Frage nach der Entstehung der akzessorischen Kerne entnehmen? Die roten Tröpfchen sind in erster Linie ein Produkt der Nährzellen; vor deren Tätigkeit im Ei vorhanden gewesene Substanzen gleicher Reaktion sind untätig nach hinten verlagert worden. Ein Teil von ihnen veranlaßt die Bildung einer Flüssigkeitsansammlung und einer Membran an deren Oberfläche und geht über in die Nukleolarsubstanz des akzessorischen Kernes, es müßten denn, wie gesagt, auch gleichgeartete Körnchen zu dieser Zeit spontan im Eiplasma entstehen, ein Vorgang, den wir bei anderen Objekten in der Folge werden annehmen müssen. Als dritte Quelle bleibt aber auch hier bei Bombus vielleicht der Eikern. In seiner Nähe finden sich zahlreicher die kleinen Granula und seine vielen kleinsten Nukleolen gleichen ihnen auf das Haar.

Wir kommen also auch bei diesem Objekt wieder zu den schon für andere Tiere geschilderten Entstehungsmöglichkeiten. Daß die letztere neben der ersten noch besteht, wird auch hier dadurch noch wahrscheinlicher gemacht, daß die gesamte chromatische Nukleolarsubstanz nun sehr rasch aus dem Eikern schwindet. Schon vor der Dotterbildung wird sie außerordentlich verringert. Ein B e w e i s für einen direkten oder indirekten Uebergang derselben in die Nukleolen der Trophonuklei wird durch diesen Schwund natürlich keineswegs erbracht. Und wir müssen sowohl einen geformten Durchtritt in das Plasma als auch einen Abbau in nicht chromatisch färbbare, austretende Substanzen und deren Verwendung zur Chromatinsynthese im Plasma immer noch lediglich als M ö g l i c h k e i t e n bezeichnen.

Die weitere Geschichte der akzessorischen Kerne zeigt nun, daß besonders bevorzugte Stellen für ihren Nachschub zunächst nicht bestehen. Wie bei Osmia rufa rücken die neuen kleinen Kernchen aus dem Innern allmählich alle an die Oberfläche, soweit sie nicht dort schon sich entwickeln und bilden in wenig älteren Eiern

schon eine geschlossene Kette (Fig. 15). Nun sind sie zumeist schon etwas gewachsen und recht deutlich geworden; vereinzelt liegen sie auch jetzt noch mehr in der Tiefe. Eine massenhafte polare Ansammlung aber, wie etwa bei Andrena, fehlt ganz; ja anfangs sind sie hier am spärlichsten. Sie entfalten nun in den Enchylembläschen auch zunächst noch bescheidene Lininstrukturen. Etwas später liegen die Kerne rundum, sind aber hinten sehr klein, so daß sie also wohl dort auch immer noch neu aus den Granulis entstehen, die hier, von den Nährzellen einwandernd, zur Ruhe kommen. Vorne quer finden sich, wie gewöhnlich, die größten Kernchen; die Innenseite des Eikerns ist immer besonders dicht besetzt von kleineren (Fig. 16). Möglicherweise ist dies auf einen noch andauernden Uebertritt von Nukleolen zurückzuführen, die nun im Kern schon sehr vermindert wurden; die Chromosomen sind stets deutlich in ihm zu erkennen; einen großen Anteil an der Vermehrung der akzessorischen Kerne aber haben noch die sehr häufigen Knospungsvorgänge, die an ihnen ablaufen. Ihre Struktur ähnelt, wie wir dies ja schon gewohnt sind, wieder sehr der des Eikernes; ein wohlentwickeltes Liningerüst ist mit einigen, nun ziemlich stattlichen, größeren Nukleolen beschickt, die häufig, wie im Eikern, eine dichtere Rinde aufweisen.

Später findet man vielfach wesentlich kleinere Nukleolen in den Trophonuklei. Fig. 17 gehört zu einem Ei, das an den Seiten, besonders nach der Mitte zu, Dotter aufzuspeichern beginnt. Schon fehlen im Eikern die Nukleolen völlig. An den Seiten hat dieses Ei im Gegensatz zu der vorderen Region kleinere akzessorische Kerne mit größeren Nukleolen, die nun nicht mehr streng in einer Reihe liegen, sondern zum Teil hintereinander und durch jüngere Dotterkugeln getrennt, die auch zwischen ihnen und der Eioberfläche sich entwickeln. Erwähnenswerte Besonderheiten weisen die Kernchen in der Folge nicht mehr auf, noch in sehr alten, fast ganz dottergefüllten Eiern teilen sie sich lebhaft, seltener mittels gleichmäßiger Zerschnürung, meist durch Knospung, indem sich um einen kleinen Nukleolus die Membran vorbuchtet. Die Degeneration geht gerne unter Verklumpung des Liningerüstes zu nukleolenähnlichen Ballen vor sich (Fig. 17 enthält, etwas verfrüht, bereits solche Kerne), sehr oft aber habe ich sie auch direkt in Dotterkugeln übergehen sehen. Auf Safranin-Lichtgrünpräparaten sieht man dann, nachdem der ganze Kernraum von einem dichten Gerinnsel an

Stelle des schönen Gerüstes erfüllt wurde, dieses seine Farbe ändern, es nimmt einen gelblichen Ton an, in dem sich die noch roten Nukleolen deutlich abheben. Das Ganze wird immer homogener, die Nukleolen entschwinden allmählich in einer allgemeinen Rotfärbung.

Ueber die Speicherung der Reservestoffe im Ei sei noch einiges nachgetragen. Was zunächst das Fett betrifft, das hiebei anfangs so sehr dominierte, so tritt dies später gegenüber dem Dotter stark in den Hintergrund. Anfangs erfüllte es das Ei annähernd diffus, später aber wird die vordere Eihälfte fettärmer und die größere Masse der Granula ordnet sich etwa halbmondförmig an, indem sie an den Seiten in dichteren Mengen nach vorne greifen. Bei dem weiteren Längenwachstum des Eies behaupten sie immer diese Seitenregionen, hinten aber bleibt nur ein kleiner sichelförmiger Teil dicht erfüllt. Der erste Dotter entsteht dann vor und zum Teil in dieser seitlichen Fettzone. Weiter innen lassen sich nun aber noch weitere relativ fettreichere und -ärmere Zonen unterscheiden, so daß z. B. bei der ersten Dotterbildung man von außen nach innen fortschreitend hinter dem Epithel mit fettartigen Substanzen findet: eine schmale leere Plasmazone, eine Zone der akzessorischen Kerne vermengt mit jungen Eiweißkugeln, eine von akzessorischen Kernen freie Zone, mehr oder weniger dotterreich, die erste Fettzone, in der vereinzelt schon Dotterkugeln und außerdem Vakuolen unbekannter Natur anzutreffen sind, eine fast fettfreie Zone, eine zweite relativ dichte Fettzone, einen zentralen fast fettfreien Teil. Nimmt man die safraninophilen Granula hinzu, die polaren besonderen Einschlüsse, das nicht studierte, aber sicher vorhandene Glykogen, die nicht sicher vorhandenen Mitochondrien und bedenkt, daß wir immer die vier Energiequellen des Eikernes, der Nährzellen und der Follikelzellen und der Trophonuklei im Auge behalten müssen, so ergibt sich ein Bild von der Komplikation der Eientwicklung, die in dieser Richtung mit unseren heutigen Mitteln sich kaum entwirren läßt.

Diese Fragen liegen uns aber ja, soweit sie nicht mit den akzessorischen Kernen verquickt sind, fern. Als Mitochondrien sind vielleicht im Eisenhämatoxylinpräparat einen mehr blaßblauen Ton annehmende, ziemlich große Brocken und Körner anzusprechen, die schon in jungen und noch in sehr alten Eiern eine beschränkte Zone hinter den akzessorischen Kernen einnehmen, ähnlich den als Mitochondrien beschriebenen Strukturen bei Solenius. Auch in den Nährzellen finden sie sich, und zwar an der gleichen Stelle, wo bei

anderer Fixierung Fett angesammelt ist. Auch zwischen dem Eikern und der Zellgrenze können sie besonders angehäuft sein, einer Stelle, die auch besonders fettreich ist. Sonst aber decken sie sich im Ei nicht so streng mit den Fettansammlungen. Mit den akzessorischen Kernen haben sie nichts zu tun. In ganz alten Eiern ist immer noch am hinteren Pol ein kleiner dotterfreier Hof zu finden, der mit Fett gefüllt ist; im übrigen Plasma liegt es dann diffus und locker zwischen den großen Dotterkugeln. Nachzutragen ist auch noch, daß die Struktur der älteren Nährzellkerne eine etwas andere wird. Nachdem sie ziemlich stark verästelt worden sind, wie ich dies an anderer Stelle (1915) abgebildet habe, zerbröckeln die Nukleolen immer mehr, und zwischen den größeren derselben liegen in das Lininwerk eingelagert, allmählich zahlreiche kleinste, punktförmige. Das kann so weit gehen, daß nahezu die ganze chromatische Substanz in dieser Form im Kern vorliegt und nur vereinzelte größere Nukleoli sich finden. Ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte dieser Kerne würde niemand auf den Gedanken kommen, diese Chromatinkörner als Nukleolarapparat zu bezeichnen, gewiß eine interessante Erscheinung, wenn man die Frage nach der Aktivität der Nukleolarsubstanz erörtern will.

Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchung des Hummelovars noch einmal zusammen, so *ergibt sich für die akzessorischen Kerne, daß sie nicht aus den schon frühzeitig im Ei sich bildenden safraninophilen Substanzen entstehen, sondern aus solchen, die in erster Linie im Nährzellplasma entstehen und von hier in das Ei sezerniert werden. Die erste Entstehungszeit liegt ziemlich spät, die Bildung kann fast überall im Ei einsetzen, wenn sie auch in Kernnähe häufiger erscheint. Die Kerne steigen später alle zur Eioberfläche. In beschränktem Maße werden sie am hinteren Pol, wo sie daher am kleinsten sind, neu gebildet. Der Kern verliert frühzeitig seine Nukleolarsubstanz, vielleicht ist sie ebenfalls Ausgangspunkt für Trophonuklei erzeugende Sekretkörnchen. Wie diese im Nährzellplasma entstehen, ist unbekannt. Morphologisch und färberisch identische Gebilde*

liegen im Nährzellkern als Nukleolen. Inwieweit Granula, die zu akzessorischen Kernen im Eiplasma werden, auch in diesem selbst entstehen, ist nicht festzustellen. Die Struktur der Kernchen gleicht in hohem Grade wiederum der des Eikernes.

3. Vespiden.

Die Verhältnisse bei Vespa gehörten, als ich meine Untersuchungen anstellte, zu den am besten bekannten. Die gröberen Tatsachen waren von Blochmann und dann vor allem von Marchall schon richtig dargestellt worden; ich konnte sie an Vespa germanica, Vespa silvestris und Polistes gallicus völlig bestätigen. Die akzessorischen Kerne treten recht früh ein Kernnähe auf und umgeben diesen bald in einem dichten Haufen allseitig, ähnlich wie wir dies unter den Apiden bei Prosopis feststellen konnten. Nur ist hier die Kernchenmenge eine viel geringere. Ich gehe hier nicht näher auf Vespa und Polistes ein, nicht nur, weil bereits die Angaben von Marchall vorliegen, sondern weil wir alsbald in den Ameisen den gleichen Typus antreffen werden und so unnötige Wiederholungen vermieden werden. Lediglich die Zahl der um den Eikern versammelten Trophonuklei ist eine noch etwas größere, als z. B. bei dem auf den folgenden Seiten beschriebenen Camponotus-Ei. Im übrigen gelten bezüglich des ersten Auftretens die dort zu machenden Angaben.

Ich habe auch einen Vertreter der schwierigen Gattung Odynerus untersucht, Ancistrocerus (Odynerus) parietum L. Auch dieser schließt sich zellulär völlig an Vespa und Polistes an. Eine Eigentümlichkeit hat das Tier auch mit anderen Vespiden, so z. B. Polistes gallicus, gemeinsam, die wir bisher nicht angetroffen haben, aber sogleich bei Camponotus auch beobachten können. Die akzessorischen Kerne bleiben im älteren Ei nicht auf die Oberfläche des Eies beschränkt, sondern sinken auch in großer Anzahl in die Tiefe des Dotters, den sie so allseitig durchsetzen. Es sammelt sich dabei um dieselben ein kleiner Bereich dichteren Plasmas, das dotterfrei bleibt und zwischen die angrenzenden Dotterkugeln ausstrahlt. In diesen Plasmainseln degenerieren später auch die Kernchen, indem sie sich unter Auflösung der Membran in unregelmäßige, stark färbbare Brocken umwandeln.

4. Formiciden.

Die Ameisen sind neben den Wespen besonders schöne Objekte, die akzessorischen Kerne zu demonstrieren. Sie unterscheiden sich, wie die Wespen, von den bisher kennengelernten Typen dadurch, daß die Kernchenbildung ungleich früher einsetzt und daß längere Zeit ausgesprochene topographische Beziehungen zum Eikern bestehen.

a) Camponotus.

Wir beginnen mit der Schilderung der Verhältnisse bei Camponotus ligniperda, dem Objekt, das schon vor langen Jahren auch Blochmann zum Studium der akzessorischen Kerne gedient hat. Die Eientwicklung wird hier noch durch zwei weitere Faktoren kompliziert, die aber andererseits dazu beitragen, das Objekt zu einem besonders interessanten zu machen. Camponotus besitzt, wie es auch schon Blochmann beobachtete, im Mitteldarmepithel eine außerordentliche Menge fadenförmiger Pilzschläuche. Wie bei den übrigen Symbionten der Insekten ebenfalls nahezu durchweg — die Darmepithelbewohner der Anobien machen eine Ausnahme — bekundet der Organismus sein Interesse an diesen Gästen dadurch, daß er sie in gesetzmäßiger Weise in seine Eier übertreten läßt. Ich habe die merkwürdigen Vorgänge, die sich hiebei bei den Hemipteren abspielen, eingehend beschrieben (1912, 1918); bei Camponotus hatte schon Blochmann die Infektion beobachtet, wobei nach seinen Angaben die Ameisen allerdings erheblich von dem bei Hemipteren Ueblichen abweichen. Seine Darstellung hat sich als völlig richtig herausgestellt. Weiterhin treffen wir bei Camponotus zum erstenmal eine spezifische polare Substanz ausgebildet, die wir als Keimbahn begleitend erkennen. Wir werden auf solche in der Folge auch bei den Ichneumoniden und Blattwespen stoßen und deshalb in einem allgemeinen Teil ihre Entstehungsweise in einem eigenen Kapitel mit dem hierüber Bekannten in Beziehung bringen. Ich kannte diesen Körper im Camponotus-Ei schon eine Reihe von Jahren. Während der Niederschrift dieser Untersuchung entnehme ich der eben erschienenen Arbeit Hegners (1915), daß Tanquary (1913) bereits im abgelegten Ei den gleichen Körper beschrieben, Hegner selbst aber im Ovar des Tieres vergebens nach ihm und seiner Entstehungs-

weise gesucht hat. Das ist mir bei der Sinnfälligkeit des Vorgangs völlig unerklärlich [1]).

Aus diesen drei Gründen möchte ich das Ovar der Camponotus-Königin auch als ein besonders glückliches Demonstrationsobjekt empfehlen.

Ich habe hier auch die frühesten Stadien der Ovocytenbildung etwas eingehender untersucht. Die Ovogonien, die am hintersten Ende der Eiröhre gelegen sind, sind ziemlich große Elemente mit ansehnlichem Kern, der ein stark chromatisches Retikulum und eine unregelmäßig bandförmige Masse, wohl dem Nukleolus homolog, enthält. Im Plasma deckt die Bendafärbung Mitochondrien in feinster Körnchenform auf, die während der Vermehrungsteilungen persistieren; außer diesen finden sich fast stets ein oder zwei fädige Gebilde, die Beziehungen zum Spindelrestkörper besitzen; sie strahlen von der sich verdichtenden Zentralspindel am Ende der Mitose in beide Tochterzellen aus und bleiben lange in ihnen erhalten. Bei einer erneuten Teilung fehlen sie jedoch (Fig. 1, Taf. 5). Ovogonien gemeinsamer Abstammung teilen sich, wie gewöhnlich, gleichzeitig. Die Chromosomen sind äußerst klein und zahlreich. Eine Mittelplatte tritt zwischen den Tochterplatten auf und gewinnt mit zunehmendem Alter an Schärfe und Färbbarkeit. Zellkoppeln habe ich an sich teilenden Zellen nicht erhalten gefunden, wohl aber ruhende Zellen in ähnlicher Weise verbindend, wie es schon des öfteren bei Hymenopterengeschlechtszellen beschrieben wurde (Maziarski, Nachtsheim u. a.). Nach der letzten Ovogonienmitose setzt unter den Zellen gleicher Herkunft die Differenzierung in Ei- und Nährzellen ein. Wenn in den Kernen die Chromosomen noch wenig gelockert als unregelmäßige Klümpchen vor allem dicht unter der Kernmembran liegen, von denen eines — der Nukleolus? — größer zu sein pflegt, sind bereits ein oder zwei Kerne etwas mehr gewachsen als die übrigen. Zellgrenzen und damit die Plasmagrößen sind zu dieser Zeit nur schwer festzustellen. Ob vielleicht schon durch die letzten Ovogonienteilungen sich der Stammbaum der beiden größeren Zellen durch geringe Unterschiede von den begleitenden Zellen unterscheidet, konnte ich nicht feststellen.

Nun setzt eine Lockerung der Chromosomen zu zarten Fäden

[1]) Juli 1914 habe ich in der Morphologischen Gesellschaft München über den Keimbahnkörper bei Camponotus und seine Entstehung vorgetragen, 1915 die Verhältnisse in meinem Praktikum der Zellenlehre besprochen.

in beiden Zellsorten ein und diese Fäden orientieren sich nach einem etwas exzentrisch gelegenen Knoten, in dem wohl immer ein kleiner Nukleolus verborgen liegt. In einer der beiden Ovocyten auf Fig. 2 hat diese Umbildung in Fäden gerade begonnen, die zu dem leptotaenen Stadium der Ovocyte führt (Fig. 3). Die zu dieser Zeit überall vorkommende einseitige Orientierung zum Bukett ist auch hier zu finden, nur ist sie ein wenig modifiziert; alle Fäden sind an einem Punkt aufgehängt, biegen an der Kernmembran um und laufen zur gleichen Stelle zurück. In gleicher Weise geschieht das in der größeren Eizelle und den kleineren Nährzellen, deren Dimensionen aber keine einheitlichen sind, sondern ziemlich variieren. Dies hängt offenbar mit den schon wiederholt im Vorangehenden beobachteten und auch hier vorhandenen großen Differenzen der älteren Nährzellen untereinander zusammen. Eine spezifische Substanz, die wie bei Dytiscus eben eine Zelle zur Eizelle stempelt, ist nicht vorhanden, alles weist vielmehr darauf hin, daß hier lediglich graduelle Unterschiede zwischen den zwei Zellsorten sich entwickeln. Wenn wir, wie das sonst ja auch stets der Fall zu sein scheint, annehmen, daß aus einer Ovogonienfamilie auch nur ein Ei-Nährverband hervorgeht, dann ist es sogar sicher, daß zu dieser Zeit noch nicht völlig über die künftige Eizelle entschieden ist; denn wie wir schon in Fig. 2 zwei Zellen aus einer Familie haben besonders wachsen sehen, so trifft man auch später, d. h. während des leptotänen und pachytänen Zustandes Zellverbände mit zwei ausgesprochenen Ovocyten, deren Zusammengehörigkeit sich deshalb mit Bestimmtheit behaupten läßt, weil sie stets durch die bekannte Plasmabrücke, die mit einem Ring eingefaßt ist, verbunden sind. Daß sich so verbundene Zellen noch trennen und mit der Hälfte der Nährzellen einen gesonderten Verband bilden, ist höchst unwahrscheinlich. Zählungen der Nährzellen könnten das natürlich entscheiden, aber die zusammengehörigen Nährzellen sind nicht leicht gegen die benachbarten abzugrenzen, da ja zu solcher Zeit die Ei-Nährverbände noch nicht hintereinander, sondern auch dicht nebeneinander gelagert sind. Eine der beiden Zellen wird also trotz ihres besonders gesteigerten Wachstums noch zur Nährzelle werden, und tätsächlich eilen auch später ein oder zwei dem Ei zunächst liegende Nährzellen ihren Geschwistern noch im Wachstum beträchtlich voraus (Fig. 7!).

Ein pachytänes Stadium gibt Fig. 4 wieder. Die Ovocyte ist

noch mehr gewachsen, die Fäden, die in dem leptotänen Kern noch ziemlich wirr angeordnet waren, sind nun sehr schön klar geworden und haben an Dicke zugenommen; für Konjugationsfragen aber ist das Objekt ungünstig. Die Nährzellen haben in der Mehrzahl im Wachstum nicht Schritt gehalten, wenn auch eine besonders ovocytenähnlich geworden ist; auch die chromosomalen Vorgänge sind sichtlich nicht ganz wie in der bevorzugten Zelle abgelaufen; denn wenn sich auch in den kleinen Nährzellen noch eine deutliche Orientierung nach dem nukleolenähnlichen Zentrum zeigt, so sind doch keine scharf umschriebenen Fäden mehr vorhanden; die Chromosomen neigen vielmehr schon dazu, sich zu lockern, mehr in Form eines Retikulums den Kern zu durchsetzen. Auf einem nächsten Stadium wird das noch viel deutlicher (Fig. 5). Die chromosomalen Strukturen schwinden in den Nährzellen, ihr Kern enthält einen Nukleolus und ein feines mit Chromatin bestäubtes Liningerüst; der Ovocytenkern führt die Tetraden, die nun die fädige Form und damit die polare Orientierung aufgegeben haben. Gleichzeitig überflügelt nun die eine Ovocyte alle Geschwisterzellen definitiv beträchtlich im Wachstum. Damit ist auch die einreihige Hintereinanderlagerung der Verbände erreicht.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß zunächst eine nicht streng fixierte, verschieden große Intensität des Wachstums, und etwas später eine Hemmung in der Tetradenbildung und Auflockerung der schon individualisierten Chromosomen in den kleineren Zellen die künftigen Ei- und Nährzellen unterscheiden.

Deutliche plasmatische Unterschiede finde ich erst, nachdem diese beiden Faktoren sich bekundet haben. In Fig. 5 enthält das Plasma der Eizelle safraninophile Körnchen und Tröpfchen in stark schwankender Größe, sie lassen sich zurückführen bis auf einige wenige kleine Granula in Kernnähe im Pachytänstadium (Fig. 4). Sie sind für uns von besonderer Bedeutung, denn auf sie sind die akzessorischen Kerne zurückzuführen, die nun alsbald auftreten, und die Frage, wo diese ersten Granula herkommen, ist von großem Interesse. Aber bei der Kleinheit der Dinge läßt sich nichts Näheres feststellen. Nur glaube ich mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen zu können, daß sie ein Produkt der jungen Ovocyte selbst darstellen

und nicht von den Nährzellen geliefert wurden, denen diese Einschlüsse anfangs ganz abgehen. Auf dem Stadium der Fig. 5 enthalten sie bereits in gleicher Weise sich färbende Granula, aber nie von der Größe, wie sie im Ei zum Teil liegen; jedenfalls sind also die Granula, falls sie importiert wurden, im Ei herangewachsen. Gleich darauf zeigen sich — stets in Kernnähe — einige wenige scharf umschriebene Bläschen mit einem ebensolchen Granulum im Inneren (Fig. 6). Sie wachsen rasch heran, bilden ein Liningerüst aus und stellen zweifellose Trophonuklei dar. Stets behalten sie die Vorliebe für die Kernnähe bei, und es ist für die Ameisen und Wespen äußerst charakteristisch, wie zu dieser Zeit und in der Folge noch lange die akzessorischen Kerne den Eikern dicht umdrängen und das übrige Eiplasma frei lassen.

Die Größenzunahme ist nun eine ganz beträchtliche. Bald erreichen einige akzessorische Kerne den Umfang des Eikernes und später übertreffen sie ihn bei weitem. Die größtmögliche Differenz ist wohl in Fig. 11 wiedergegeben. Die stark färbbaren Tropfen in Kernnähe schwinden ziemlich bald nach dem ersten Auftreten der Kernchen, so daß die Regel gilt, je mehr Trophonuklei, desto weniger Tropfen zwischen diesen. Anfangs liegen die neuen Kerne in einfacher Schicht um den Eikern (Fig. 7, 8, 9), natürlich nicht nur in einer Ebene, wie in den Figuren, sondern allseitig, etwas später liegen an manchen Stellen schon zwei Kerne hintereinander. Dabei ist deutlich zu bemerken, daß die Neubildung der Kerne nicht durch Anlagerung an der Außenseite des ganzen Kernhaufens vor sich geht, sondern von innen nach außen einsetzt. Denn zwischen der ersten Generation und dem Eikern treten kleinere, also jüngere Kernchen zahlreich auf, was auf Schnitten, die den Eikern selbst nicht treffen, natürlich besonders deutlich wird; nie wird man aber kleine Trophonuklei außen finden (Fig. 9, 10, 11). War anfangs der Kernhaufen etwa kugelig, so plattet er sich nun mit zunehmendem Wachstum mehr ab (Fig. 10, 11), so daß seine Ausdehnng auf diese Weise noch eine Zeitlang Schritt hält mit der immer breiter werdenden Vorderseite des Eies.

Hier endet die erste Periode der Kernbildung. Der Eikern entfaltet während dieser Zeit keinen großen Reichtum an Nukleolarsubstanzen. Nach Auflösung des pachytänen Buketts fanden sich die Chromosomen im Kern zerstreut, zum Teil Tetradenbau erkennen lassend, zwischen ihnen ein einziger Nukleolus; bald darauf aber

verkleben die Chromosomen wieder zu einem einzigen Ballen, dem auch der Nukleolus anliegt (Fig. 6). Besteht dieser Zustand auch in der Folge weiter, so trifft man doch auch gelegentlich wieder ältere mit isolierten Tetraden. Kleine Nukleoli treten an der Kernmembran auf (Fig. 8, 9), aber auch sie fehlen in der Folge (Fig. 10 und 11), der Kern bleibt dann arm an Nukleolarsubstanz.

Bei seiner sehr unauffälligen Struktur ist es in der Folge oft recht schwer, ihn aus den vielen Kernen herauszufinden. Meine Beobachtungen sind hier lückenhaft geblieben. Aber schon Blochmann hat ihn auch in älteren Eiern weiter verfolgen können. Er hat ja auch schon die Ausbildung der Reifeteilung beschrieben.

Die akzessorischen Kerne sind zunächst ziemlich reich an Nukleolen, die im Bau äußerst mannigfach und kompliziert sind. Stellten die Kerne anfangs kleine Bläschen mit Liningerüst und einem einzigen kleinen homogen erscheinenden Nukleolus dar, so vermehrt sich dieser bald und sondert seine Substanz in intensiver und schwächer färbbare. Dies geschieht durch Knospung; an ein, zwei oder mehr Stellen sitzen dann einem blasseren Körper dunkel gefärbte Tröpfchen auf. Sehr häufig bleibt auch ein chromatischer Ring um einen plastinartigen Kern erhalten, in den wiederum eine Chromatinkugel, oft in einer Vakuole schwimmend, eingeschlossen ist. Aus Taf. 5 sind alle möglichen derartigen Varianten zu entnehmen. Die Zahl der Nukleolen steigt dann bis auf 10 und mehr. Eine Merkwürdigkeit, die mir nur hier begegnet ist, sind ferner fibrillenähnliche Gebilde, die häufig den Raum der akzessorischen Kerne durchsetzen, wohl immer von einer Stelle der Membran zu einer anderen geradewegs oder leicht gekrümmt ziehend. Diese Fibrillen durchbohren nun teilweise die Nukleolen, oder diese liegen ihnen nur oberflächlich an. In Fig. 9, 12, 13 sind solche Zustände abgebildet. Manchmal nehmen Nukleolen, die so durchzogen werden, auch Spindelform an, wie man es von einem flüssigen Tröpfchen und einer festeren Achse erwarten muß (Fig. 11), im allgemeinen aber ist ihre Neigung, daran auszufließen, nicht sehr groß. Einmal habe ich eine ähnliche Fibrillenbildung auch in dem seitenständigen Trophonukleus eines alten Eies ohne jede Beziehung zu Nukleolen getroffen. Aber hier beschrieb der Faden einen fast geschlossenen Kreis, ohne offenbar an der Membran befestigt zu sein (Fig. 14). Ueber die Natur dieser Erscheinung vermag ich mir zurzeit keine sichere Anschauung zu bilden. Im Eikern habe ich sie nie getroffen.

Von den Nährzellen ist bis zu dieser Zeit zu sagen, daß ihr ursprünglich einziger Nukleolus nach Auflösung der Chromosomen alsbald in der gewohnten Weise in mehrere zerfällt (Fig. 6, 7 usw.), die, oft noch durch dünne Brücken zusammenhängend, unregelmäßige raupenähnliche Formen annehmen. Die safraninophilen Sekretkörnchen, die anfangs nur ganz klein waren, nehmen an Größe und Zahl zu, Fig. 6 zeigt schon einige ganz stattliche, und sind bei ihrer Entstehung auf das Gebiet unmittelbar um die Kernmembran beschränkt. Hier bildet das Plasma konzentrische schalenartige Zonen, die durch sehr scharfe, sich intensiv färbende Linien abgegrenzt sind. Zunächst ist nur eine einzige vorhanden und zwischen ihr und der Kernmembran treten die Sekrettröpfchen auf. Später wird dieser Ring breiter, zeigen sich schwächer färbende Zwischenzonen, und das ganze Nährzellplasma ist von dichteren konzentrischen Plasmawänden erfüllt, zwischen denen das Plasma aber ganz den gewohnten Bau beibehält. Stets setzt sich hievon aber der zuerst entstandene Gürtel deutlich ab (Fig. 15, von einem Ei noch vor der Dotterbildung). Solche besondere konzentrische Differenzierungen um den Kern sind nichts sehr Seltenes; vor allem um Eikerne und Nährzellkerne sind sie bei vielen Objekten anzutreffen. Die mächtigste derartige Bildung ist wohl die von mir um das Anobium-Ei beschriebene (in meinem Praktikum 1915), wo eine große Anzahl von Lamellen den Kern umzieht, die zusammen den Durchmesser des Eikernes um ein vielfaches übertreffen. Zwischen ihnen entstehen auch hier allmählich heranwachsende Sekrettröpfchen; gegen das indifferente Eiplasma ist diese Schale scharf abgesetzt. Ein besonderer Ring ist um das Astacus-Ei anzutreffen, Lams hat einen solchen um das Arion-Ei beschrieben, um nur einige Fälle herauszugreifen. Auch in Nährzellen ist die Erscheinung schon öfters gesehen worden, eingehender beschrieben wurde sie in neuerer Zeit von Günthert bei Dytiscus und Colymbetes, der den Linien um den Kern eine ganz eigentümliche Deutung gibt. Er stellt sich vor und glaubt dies auch durch die Beobachtung zu beweisen, daß diese verdichteten Plasmaschalen um den Kern ehemalige Kernmembranen darstellen, die durch weiter innen gelegene, später gebildete ersetzt werden. Auf solche Weise sollen die Chromatingranula des Kernes, die bei den Dytisciden nicht auf zerfallene Nukleolarsubstanz, sondern auf die Chromosomen zurückzuführen sind, aus dem Kern befördert werden. Tatsächlich finden sich chromatische Körnchen

zwischen den Lamellen ganz ähnlich wie bei Camponotus, die in der Folge in die Eizelle übertreten. Eine solche Vorstellung muß ich ganz bestimmt zurückweisen. Ich habe viele Fälle von solcher Plasmaschichtung gesehen, nie aber einen Hinweis auf eine solche Entstehung gefunden. Wie sollte man sich die Sache etwa bei Camponotus denken, wo scharfe Fibrillen bis an die Zellgrenze in immer größeren Abständen die Nährzelle durchziehen? Es kann kein Zweifel bestehen, daß wir in all diesen Strukturen Hinweise auf Stoffwechselvorgänge in der Zelle sehen müssen, die von einer zentrifugalen Tätigkeit des Kernes beherrscht werden. So sehr ich auch überzeugt bin, daß jene außen am Kern auftretenden Tröpfchen mit dem Kernchromatin verwandt sind, so wenig kann ich die Vorstellung, sie auf solche Weise aus dem Kern austreten zu lassen, gutheißen. Günthert gibt als Beweis vor allem an, daß die Bälkchen des Kerngerüstes sich in die Wabenwände des Plasmas fortsetzen. Etwas derartiges habe ich nie beobachtet, muß es vielmehr im vorliegenden Fall für ausgeschlossen halten. Zudem handelt es sich ja dabei um dem persönlichen Eindruck recht leicht zugängliche äußerst kleine Dinge.

Bevor wir nun zur Schilderung der zweiten Phase in der Geschichte der akzessorischen Kerne übergehen, müssen wir noch der schon erwähnten Pilzinfektion gedenken, denn sie spielt sich in ihren wichtigsten Zügen ebenfalls in der ersten ab. Im allgemeinen haben Pierantoni, Sulç und ich gefunden, daß erst ziemlich alte Eier bei den Hemipteren infiziert werden. Ziemlich frühe schon geschieht sie nach Breest bei einer Lecanium-Art, und auch bei Periplaneta sah ich die Bakterien schon im Follikel recht junger Eier erscheinen. Nirgends aber geht sie wohl so früh vor sich wie bei Campanotus. Blochmann hat bereits die wesentlichen Züge der Erscheinung beschrieben, seine Bilder und Angaben erschienen aber wohl zu unwahrscheinlich, als daß man ihnen die gebührende Beachtung geschenkt hätte. Solange nicht zur Infektion geschritten wird, liegen die langen dünnen Pilzschläuche, deren systematische Stellung leider noch gänzlich unbekannt ist, in enormen Mengen im Mitteldarmepithel[1]).

[1]) Ich habe mich gelegentlich bemüht, die Verbreitung der Erscheinung etwas genauer kennen zu lernen und hiezu auch eine Anzahl exotischer Formen herangezogen. Blochmann gab ihre Existenz für Camponotus ligniperda und Formica fusca an. Ich fand sie ferner bei Camponotus

Wie sich nun auch schon bei den übrigen Pilzwirten gezeigt hat, bestehen ganz streng geregelte taktische Beziehungen zwischen den Wirtszellen und dem Pilz. Die Eiröhren sind, soweit sie Ovogonien und Ovocyten des leptotänen und pachytänen Stadiums enthalten, wie sie in Fig. 1—4 abgebildet sind, stets völlig frei von Pilzen. Sobald aber nun die Ovocyte zu wachsen beginnt, stellen sich noch bevor die ersten akzessorischen Kerne erzeugt werden, in den Follikelzellen reichlich Pilze ein. Der Kern dieser Zellen bleibt dabei völlig intakt; im Plasma sind aber meist nichts als Pilzfäden zu erkennen. Eine solche große Pilzfestigkeit haben die Zellen auch sonst überall erworben, wo das Zusammenleben ein erblich fixiertes geworden ist. Hier wie anderweitig vermögen sich die Zellen auch trotz der Eindringlinge sehr wohl mitotisch zu teilen. Wächst die Ovocyte etwas mehr heran und bildet die ersten Kernchen aus, so dringen die Fäden auch schon aus den Follikelzellen von den Seiten und unten her in das Eiplasma ein. Man sieht sie dann in helleren Kanälen nach allen Richtungen ziehen (Fig. 6—8). Alle Pilze wandern nun allmählich vom Follikel in das immer größer werdende Ei ein (Fig. 8), so daß der erstere immer leerer wird (nur wenige Zellen links oben sind noch pilzhaltig), letzteres aber dicht gefüllt mit den schlanken Fäden. Das Eiplasma bietet nun einen ganz einzig dastehenden Anblick. Während sonst die Symbionten im Verhältnis zur jeweiligen Eigröße nur in geringer Masse eindringen, überwiegen sie hier zunächst so, daß man den Tod der Zelle erwarten möchte. Das Plasma ist auf schmale Scheidewände zwischen den Schläuchen reduziert, diese aber drängen sich im ganzen Umfang des Eies bis unmittelbar an den Kernhaufen. Der Zustand ist zeichnerisch nur schwer wiederzugeben, der Schnitt gleicht oft etwa dem durch ein wirres Fadenknäuel gelegten; manchmal aber erkennt man sehr wohl, daß ein großer Teil der Schläuche dicht gedrängt parallel verläuft, etwa wie wenn eine Haarlocke umeinander geschlungen wäre (dies ist auch bei Blochmanns Abbildungen der Fall).

---

senex Smith (Mexiko), Camponotus maculatus F. ssp. congolensis Em. (Mesurado Cap), ssp. Brutus (Liberia), ssp. atramentarius, Camponotus rectangularis Em. ssp. rubroniger, so daß man annehmen darf, daß alle Camponotus-Arten die Symbionten besitzen. Eine Durchmusterung anderer Ameisengattungen steht leider noch aus, jedenfalls fehlen einer ganzen Anzahl derselben diese eigentümlichen Bewohner des Darmepithels.

Daraus, daß auch das schon erheblich größere Ei (Fig. 9) noch allseitig mit Pilzen gefüllt ist, ohne daß aus den Follikelzellen auf eine fortgesetzte Zufuhr von außen geschlossen werden kann, muß man schließen, daß die Eindringlinge sich nun im Ei lebhaft vermehren oder wenigstens in die Länge auswachsen. Die neuen Bedingungen sind offenbar besonders günstig für sie, nie vorher fanden sie derart fast unbeschränkten Platz vor. Aber es dauert nicht mehr lange, so tritt eine Regulation ein; das Ei gewinnt wieder die Oberhand, bei weiterem Wachstum wird pilzfreies Plasma gebildet und das infizierte immer mehr auf den hinteren Pol des Eies beschränkt, wo wir stets, auch im ältesten Ei, die Organismen zwischen den Dotterschollen, wenn auch jetzt relativ spärlich, wiederfinden. Es ergibt sich also, daß nicht nur ein sehr engbegrenzter Abschnitt der Eiröhre die Pilze anlockt, sondern daß daselbst auch die einzelnen Zellen sich ganz verschieden verhalten. Nie wird man auch nur einen einzigen Pilzfaden in eine Nährzelle eingedrungen finden. Im Vergleich zu den übrigen Weisen der Symbiontenübertragung, auf die näher einzugehen uns hier zu weit entfernen würde, geht die Infektion hier ungleich stürmischer vor sich, so daß man den Zustand phylogenetisch noch näher an den Parasitismus stellen möchte als bei den Hemipteren. Immerhin habe ich nie eine Eizelle auf dem kritischen Stadium degenerieren sehen.

Gehen wir nach dieser Abschweifung von unserem eigentlichen Thema über zur Schilderung der zweiten Phase der Trophonukleibildung. Nachdem der Kernhaufen am animalen Pol des Eies sich etwas abgeplattet hat, treten ziemlich unvermittelt an der übrigen Oberfläche des Eies rundum in einigen Abständen weitere sekundäre Kerne auf, die zunächst viel kleiner sind als die bisher vorhandenen. Da man kein allmähliches Abwandern von Knospungsprodukten der primären Trophonuklei aus den Schnitten erschließen kann, sondern wie gesagt ein allseitiges synchrones Auftreten vorliegt, muß diese Generation wohl ihren Ursprung von anderswo herleiten. Schon auf früheren Stadien treten im Plasma verstreut safraninophile Tröpfchen, wie wir sie vor der ersten Kernchenbildung gefunden und wie sie auf uns ja von anderen Objekten her schon geläufig sind. Diese zeigen alsbald die Neigung, zur Peripherie aufzusteigen, wie wir dies sonst an den Kernchen schon erlebten, die aus ihnen hervorgegangen waren, und liegen hier vor dem Auftauchen der Trophonuklei in ähnlicher

Verteilung. Nach diesem vermissen wir sie unter der Oberfläche und finden sie nur mehr nach innen zu.

Nichts ist nach alledem wahrscheinlicher als anzunehmen, daß eine zweite Generation von Kernchen für die Seiten und die hintere Begrenzung des Eies bei Camponotus durch etwas später auftauchende Granula gebildet wird. Ob die beiden Granulagenerationen gleicher Herkunft sind, ist schwer zu sagen. Für die letztere möchten wir mit ziemlicher Sicherheit nach allem, was wir kennen gelernt haben, eine Einwanderung von den Nährzellen her annehmen, in denen eine völlig gleiche Substanz zu dieser Zeit an der Kernmembran reichlich produziert wird. Bezüglich der ersten läßt sich aber, wie wir zum Teil schon oben erörtert, manches für eine Entstehung in der Eizelle selbst anführen. Die Nährzellen sind zur Zeit der Anhäufung derselben in der Ovocyte recht arm an solcher Substanz und ferner gibt vor allem die große Anhänglichkeit, wenn man so sagen darf, an den Eikern zu denken, ferner die Neuentstehung an seiner unmittelbaren Oberfläche. Bei den bisher studierten Formen war es ja eher umgekehrt. Die zunächst auftretenden Trophonuklei hatten gar keine topographischen Beziehungen zum Eikern und erst später kam unter Umständen auch dieser als Bildungsherd in Frage.

Wir möchten also die Vermutung aufstellen, daß bei Camponotus eine erste Generation von Kernchen unter dem Einfluß des Eikernes entsteht, eine zweite auf gleiche Substanzen zurückzuführen ist, die unter lebhafter Anteilnahme der Nährzellkerne entsteht.

Damit nähern wir uns zum Teil der alten Darstellung, die Blochmann bei seiner ja heute nur ungenügenden Untersuchung gegeben hat, wenn er beschreibt, daß der junge Ovocytenkern kleine Kernknospen abgibt. Tatsächlich gesehen hat er aber nur ein Stadium etwas vor dem der Fig. 6, ohne die noch nicht zu Kernen umgebildeten Granula zu erkennen. Eine wirkliche Knospung am Eikern, d. h. einen zeitweisen partiellen Zusammenhang der zwei Kernsorten hat er aber nicht beobachtet, seine Darstellung ist also auch nur eine Deutung der Befunde. Die weitere Entwicklung hat er etwa ebenso gesehen, nur geht er natürlich weniger auf Einzelheiten ein, auch liegt ihm der Gedanke an eine wenigstens teilweise Entstehung mit Hilfe der Nährzellen völlig fern.

Für diese liefern uns aber auch hier die Nährzellen der etwas älteren Eier selbst Beweise. Wir haben bereits wiederholt Tropho-

nuklei in ihrem Plasma gefunden, auch hier ist dies, wenn auch äußerst selten, der Fall. Fig. 17 belehrt uns darüber, daß sich offenbar gelegentlich eine Sekretkugel innerhalb der spezifischen Plasmazone zum Kern entfalten kann, der, ziemlich stattlich, Kernmembran und Plasmahaut an dieser Stelle auseinanderdrängt. Er ist von einem regelrechten Gerüst durchsetzt, in seiner Nachbarschaft liegt normales Sekret. Viel öfters kann man die Umformung von Nukleolen im Kern zu ganz ähnlichen Gebilden beobachten. Fig. 16 gibt einen kleineren und größeren derartigen Kern wieder. Wir werden sofort an unsere Befunde bei Solenius und bei Andrena erinnert. Ein Austritt dieser Gebilde aus dem Kern kommt aber scheinbar nicht vor, man müßte sie sonst viel öfter im Plasma antreffen. Vielmehr entwickeln sie sich in älteren Zellen dann im Kern zu merkwürdigen Gebilden weiter, die an Kernähnlichkeit wieder verlieren. Das Gerüst wird gleichförmig, sehr feinmaschig, ist ziemlich stark färbbar und um ein Zentrum, das sich mehrfach als eine dichtere Kugel absetzt, bilden sich teils konzentrische, teils schleifenförmig vorbuchtende Linien, die tatsächlich Lamellen entsprechen; manchmal scheinen besondere so umhüllte Bläschen abgestoßen zu sein, aber das kann ja auch nur durch die Schnittführung vorgetäuscht werden. Ich möchte sie als Degenerationsformen der unter Umständen gleichzeitig im Kern noch vorhandenen kleineren typischen „Nukleolenkerne" ansehen. Die an Schlieren erinnernden Figuren denke ich mir auf eine mangelhafte Mischbarkeit der plötzlich reichlich aus dem Enchylem des Mutterkernes aufgesogenen Flüssigkeit mit der bereits vorhandenen zurückführbar, sehe sie also als Niederschlagsmembranen an, wie solche von Jörgensen (1913) für das Piscicolaei in ziemlich ähnlicher Weise beschrieben wurden. Gemahnt wird man bei diesen Figuren auch an die oben für die Osmia-Nährzellnukleolen beschriebene Schalenbildung, die vielleicht ähnlichen Vorgängen ihre Entstehung dankt. Die Nährzellen, in denen bei Camponotus die eben dargestellten Vorgänge ablaufen, erscheinen im übrigen völlig normal; keineswegs handelt es sich um eine Absterbeerscheinung der oft noch jungen Zelle.

Nachzutragen habe ich noch, daß auch die Nukleolen der Camponotus-Nährzellen bei geeigneter Färbung eine Plastingrundlage mit dicht eingelagerten chromatischen Granulis aufweisen.

Ueber die weitere Entwicklung des Eies ist nicht sehr viel zu sagen. Die isolierte Stellung der anfangs entstandenen akzessori-

schen Kerne wird allmählich verwischt, wenn auch stets vorne quer, wie bei anderen Tieren, sich die größten finden. Sie sind hier häufig abgeplattet und immer noch dicht gedrängt. Die Stelle des Eizapfens lassen sie frei, wie die Fig. 12 und 13, die einem einzigen Ei entstammen, deutlich zeigen. Auffallend sind die Beziehungen zur Dotterbildung, die sich aus diesen Bildern entnehmen lassen. Es handelt sich um Eier, die erst mit der Aufspeicherung ihres deutoplasmatischen Materials beginnen. Dieses tritt, wie gewöhnlich, zunächst unter der Oberfläche auf, und liegt nun hier vor den akzessorischen Kernen besonders dicht gehäuft. Es läßt sich schwer sagen, ob dies nur eine rein mechanische Stauung der unter dem Einfluß des Follikels entstandenen Substanzen darstellt, die an anderen Stellen ungehindert in die tieferen Regionen treten können oder ob man eine besondere Anteilnahme der Kerne bei dem Aufbau derselben daraus ableiten darf. Ich möchte eher zu der letzteren Anschauung neigen, für die schon die so regelmäßigen Lagebeziehungen der akzessorischen Kerne zum Entstehungsherd des Dotters sprechen. Textfig. 16 gibt seitliche Ausschnitte aus älteren Eiern wieder. Auch hier sieht man deutlich, wie die ersten Dotterkugeln vor den anfangs kleinen, in annähernd einer Reihe liegenden akzessorischen Kernen auftreten (bei a); später wird die Zahl der Kerne dort auch größer, es stellen sich daher häufig Knospungsbilder ein, sie wachsen und sinken mehr in die mit Dotter sich füllende Tiefe. Von einem alten Ei stammt Fig. c. Eine ganze Menge kleiner Kernchen liegt hier einem größerem Kern dicht angeschmiegt. Sie sind entweder durch Austritt von Chromatin oder wahrscheinlicher durch Knospung gebildet worden. Jedenfalls wird man sehr an die frühen Stadien erinnert, in denen die erst entstandenen Trophonuklei den Eikern ebenso dicht umdrängen. Der Reichtum an Nukleolen, der sich anfangs in den akzessorischen Kernen fand, ist stark zurückgegangen, sie sind jetzt meist mit einem sich intensiv färbenden Retikulum erfüllt, das in sehr alten Eiern gerne in chromatische Schollen und Brocken übergeht. Dies bedeutet dann einen Schritt zur Degeneration des Kernes. Die Kerne nehmen bald auch unregelmäßige Konturen an, ihr Enchylem scheint einer chemischen Aenderung zu unterliegen, denn es färbt sich immer homogener und dunkler mit den Plasmafarben. Nicht selten trifft man dann ganz zusammengeschrumpfte Kerne mit unregelmäßig geballtem chromatischen Inhalt. Auch Bloch-



Fig. 16.

m a n n hat schon die Degeneration und den völligen Schwund der akzessorischen Kerne vor der ersten Reifeteilung erkannt.

Erwähnen muß ich noch Bilder, die ich in sehr alten Eiern mehrfach zu Gesicht bekommen habe und die eine weitere Form der Degeneration darstellen. Sie gleichen sehr den eben für Ancistrocerus beschriebenen. Im Eiplasma fanden sich dann dichtere Zonen, unregelmäßig oder annähernd kugelig begrenzt, von denen das Wabenwerk nach allen Seiten ausstrahlte, oft sehr einem Monaster ähnlich. Im Zentrum dieser Strahlung lagen unregelmäßige Chromatinbrocken. Textfig. 17 gibt ein ganzes Ei mit diesen dichten Stellen im Plasma bei schwacher Vergrößerung wieder, in Textfig. 16 finden sich bei d und e solche stark vergrößert; sie erreichen aber meist einen beträchtlicheren Umfang. Höchstwahrscheinlich leiten diese Zustände sich von zerfallenden Trophonuklei ab, deren Inhalt ja vielfach derart Brockenform angenommen. Manchmal macht dabei die merkwürdige Plasmafigur den Eindruck einer echten Strahlungserscheinung. Bei der Ungewöhnlichkeit der Erscheinung halte ich es aber nicht für sehr wahrscheinlich, daß man wirklich von einem unvollständigen Versuch, eine Teilungsfigur zu bilden, sprechen kann.

Mit einigen Worten sei noch auf die Fettbildung des Camponotus-Eies eingegangen. Sie verläuft ganz anders als wir es bei der Hummel beschrieben haben. Die jungen Eier sind ganz frei von Fett, auch solche, denen z. B. Fig. 12 entnommen ist. Wenn es aufzutreten beginnt, trifft man unter der Oberfläche, allmählich in die Tiefe reichend, kleine Granula, die sich erst allmählich intensiver bei Flemming- oder Benda-Fixierung schwärzen. Zu dieser Zeit ist dann in den Nährzellen noch fast nichts von einer fettähnlichen Substanz zu bemerken, nur einige wenige Granula, die neben dem chromatischen Sekret in der spezifischen Plasmazone liegen. Es ist also ganz sicher, daß das geformte Fett hier nicht in das Ei übertritt, wie es bei Bombus sehr wahrscheinlich der Fall ist, sondern das Ei entwickelt selbständig, zum Teil wenigstens sicher mit Hilfe von durch den Follikel aufgenommenen Stoffen seinen Fettgehalt. Finden sich auch ja besonders in älteren Follikeln Fetttröpfchen. Dabei ist dieses Fett nicht etwa bestimmt, in das Ei einzutreten, sondern ich glaube eher, daß die Follikelzellen, ohne biologischen Vorteil, eben einiges von dem zum größten Teil durch sie hindurch in das Ei eintretenden Säftestrom hiezu verwenden. Wohl reichert sich das Fett in

älteren Nährzellen auch etwas an, aber nie wird es so in Mengen gebildet wie bei Bombus; es findet sich dann auch außerhalb der spezifischen Zone um den Kern. Das alte Ei besitzt mächtige Fettkugeln, die auch die großen Vakuolen in den Abbildungen der Textfig. 16 verursachten.

Keimbahnkörper. Endlich wird noch ein ganz besonderer Körper im Camponotus-Ei aufgebaut, der bestimmt ist, bei der Embryonalentwicklung in die Geschlechtszellen zu gelangen (Textfig. 17). Noch vor der Dotterbildung, wenn an den Seiten des Eies kleine Kernchen auftauchen, bemerkt man schon mit schwacher Vergrößerung im hinteren Viertel des Eies median gelegen einen dunklen Fleck, der nach dem vegetativen Pol zu scharf konturiert und abgerundet, nach vorne unregelmäßig begrenzt, wie zerfasert aussieht (a). Vergrößert man ihn stärker, so zeigt sich, daß eine besondere Region im Eiplasma von Körnchen, die sich chromatisch färben, stark durchsetzt ist (b). Sie sind den Wabenwänden eingelagert und lassen die Flüssigkeitsräume dazwischen frei. Während diese Waben nach hinten zu und an den Seiten nicht mehr deutlich in die gewöhnlichen angrenzenden übergehen, setzen sie sich nach vorn in sie fort. Im benachbarten Plasma sieht man vielfach die nach dieser Region bereits verdrängten Pilzfäden angeschnitten. Auf späteren Stadien löst der Körper auch vorn seine Verbindung mit dem umgebenden Wabenwerk, die Körnchen drängen sich dicht zusammen und sind nicht mehr einzeln zu erkennen, die Flüssigkeitsräume erscheinen dann eher wie Vakuolen in einem dichten Körper (c, d), gleichzeitig wird dieser noch mehr nach hinten geschoben und abgeplattet, so daß er eher linsenförmig wird.

Die Genese ist so vorzustellen, daß ein besonderes Nährzellsekret an dieser Stelle sich niederschlägt und ansammelt und daß der damit getränkte Plasmaausschnitt isoliert wird. Die charakteristische Fig. b ist kaum anders zu deuten. Zudem werden wir Gelegenheit haben, bei den Ichneumoniden ebenfalls die Entstehung eines Keimbahnkörpers zu beobachten und dort einen Fall kennen zu lernen, wo während des Aufbaues desselben eine kontinuierliche Sekretstraße von dem Körper zur Eingangspforte des Eies zieht. Im allgemeinen Teil soll in einem gesonderten Kapitel diese Entstehungsweise in Zusammenhang gebracht werden mit dem, was wir bisher über die der Keimbahnkörper wissen. Mit der Bildung der akzessorischen Kerne hat die Erscheinung gar nichts zu tun;

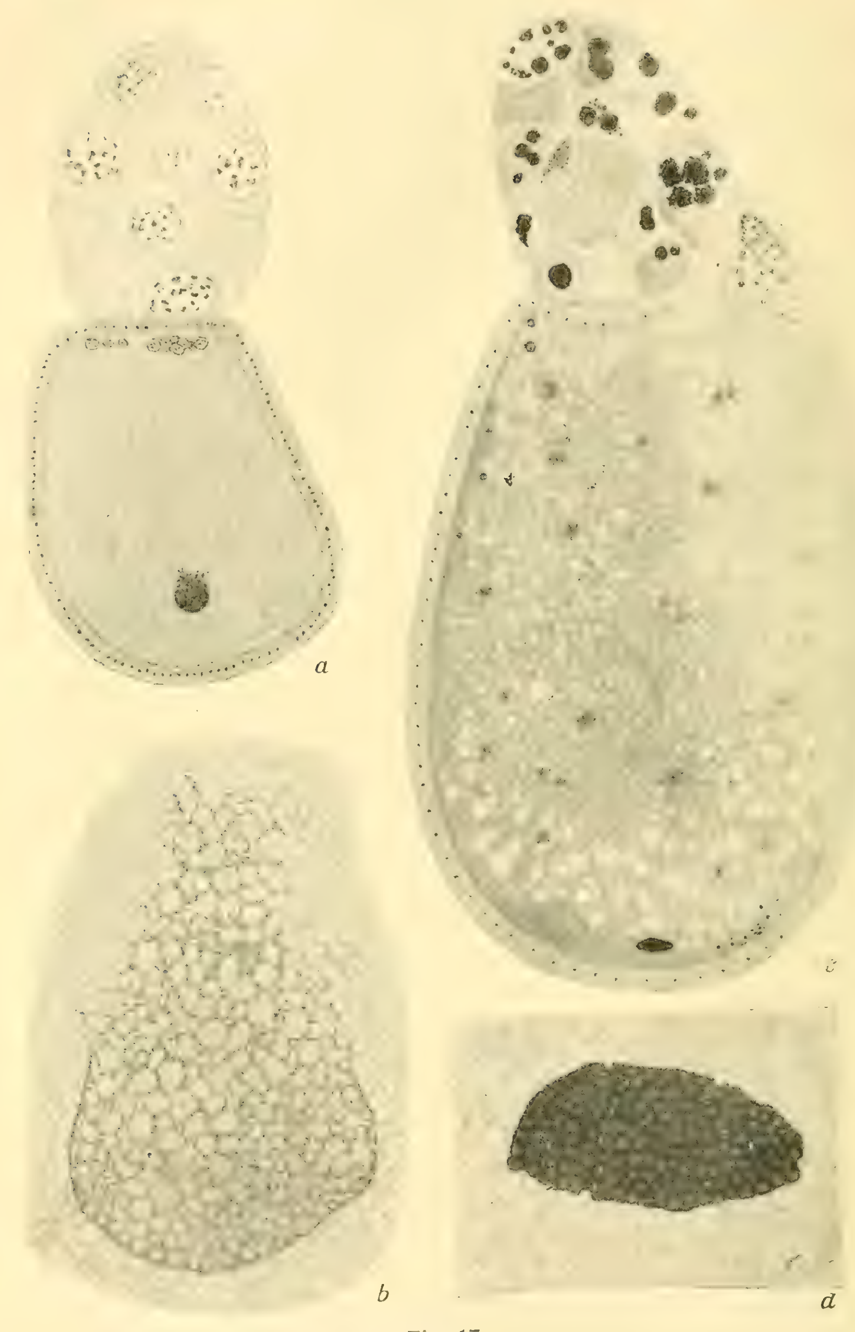


Fig. 17.

die Tätigkeit der Nährzellen ist eben eine äußerst vielseitige und komplizierte.

Fassen wir wiederum kurz zusammen, was uns Camponotus für unser spezielles Thema, die akzessorischen Kerne, gelehrt hat. *Die akzessorischen Kerne erscheinen hier viel früher als in allen bisher beschriebenen Fällen. Sie lösen vorher an ihrer Stelle gelegene chromatische Körnchen und Tropfen ab, die, wenn nicht ausschließlich, so doch zum großen Teil von der Eizelle selbst gebildet erscheinen. Ihre Lage um den Eikern und die chemische Verwandtschaft der Nukleolarsubstanz legen eine wesentliche Beteiligung des Kernes bei ihrem Aufbau nahe. Hiefür spricht auch, daß weiterhin noch lange Zeit die akzessorischen Kerne ausschließlich dicht um den Eikern liegen und an dessen Oberfläche neue kleine Trophonuklei auftauchen. Eine zweite wandständige Generation ist dagegen auf keinen Fall in irgend einer Form vom Eikern abzuleiten. Ihr gehen wiederum safraninophile Tröpfchen voraus, deren Bildung auf die Nährzellen zurückgeht. Hier entstehen diese in einer spezifischen Plasmazone dicht an der Kernmembran. Ein Austritt, wie ihn sich Günthert angesichts ähnlicher Plasmazonen durch mehrfache Neubildung der Kernmembran vorgestellt hat, ist ausgeschlossen. Daß diese Substanz im Ei Trophonuklei erzeugt, wird dadurch bewiesen, daß sie bereits innerhalb dieser Plasmazone, also in der Nährzelle zur Kernbildung führt, daß sie weiterhin große Verwandtschaft zur Nukleolarsubstanz besitzt, dadurch, daß auch diese, wie wir es ähnlich schon mehrfach beobachtet, innerhalb des Kerns durch eine Art Quellungsvorgang völlig kernähnliche Gebilde erzeugt, die nicht ins Plasma auswandern, sondern*

innerhalb des Kerns unter gesteigertem Wachstum entarten.

Die Trophonuklei sind anfangs reich an komplizierten Nukleolen, diese werden jedoch allmählich weniger und schwinden meist bis auf einen; das anfangs reich entfaltete, feine Liningerüst weicht vielfach einem derberen, reicher chromatischen, wobei sichtlich das Nukleolenchromatin Verwendung findet. In alten Eiern erfüllen unregelmäßige chromatische Brocken den akzessorischen Kern, was zur Degeneration überleitet, die unter gleichzeitiger Veränderung des Enchylems vor sich geht. An Größe übertreffen hier zum erstenmal die Trophonuklei zeitweise den Eikern ganz beträchtlich. In diesem werden die Chromosomen frühzeitig zusammengeballt und chromatinfrei. Spärliche Nukleolarsubstanzen werden in jüngeren Eiern dicht unter der Kernmembran entfaltet.

Ich habe auch die Ovarien von Arbeiterinnen studiert, die hier ziemlich weit entwickelt werden. In ihnen läuft die Bildung der Trophonuklei (erste Phase) genau so ab, zur zweiten Phase gelangen sie nicht. Auch die Pilzinfektion, wie man erwarten muß, geschieht in gleicher Weise, aber die Entwicklung des Eies bleibt auf einem Stadium stehen, in dem das ganze Ei voll der Eindringlinge ist. Es ist interessant, daß die Zelle diesen Zustand so lange Zeit erträgt. Zur Bildung eines Keimbahnkörpers kann es nicht kommen. Bei der erwiesenen Tatsache, daß auch Arbeiterinnen bei den Ameisen unter Umständen zur Eiablage schreiten können, darf dieser Befund keineswegs verwundern. In ganz gleicher Weise entwickeln die Hummelarbeiterinnen die entsprechenden Eibildungsstadien völlig normal.

2. **Myrmecina latreillei Curt.** (Taf. 6.)

Eingehender untersucht habe ich neben Camponotus von den Ameisen noch Myrmecina latreillei Curt. Diese und andere nur vergleichsweise herangezogene Objekte sind gerade wegen ihrer Kleinheit günstig, da sie auch ältere Eier in relativ wenigen Schnitten

überschauen lassen und dabei doch die akzessorischen Kerne wohl entwickelt sind. Vereinfacht liegen die Dinge bei dieser Form insofern, als Symbiose nicht vorkommt und auch keine spezifische keimbahnbegleitende Substanz in dem Ei angelegt wird. Im Prinzip laufen die Vorgänge an den akzessorischen Kernen wie bei Camponotus ab, einige Punkte aber sind etwas eindeutiger, darum möchte ich doch meine Beobachtungen an diesem Objekt nicht unterdrücken.

Die Art der Differenzierung von Ei- und Nährzellen finde ich wie bei Camponotus. Leptotäne Stadien und pachytäne werden von allen Zellen durchlaufen, die künftige Eizelle aber ist zu dieser Zeit bereits wesentlich größer als die Nährzellen. Während aber nun die Tetraden der ersteren individualisiert bleiben, lösen sie sich in diesen auf (Taf. 6, Fig. 1). Die Eizelle besitzt dann einen runden Nukleolus von der gewohnten Reaktion, die Nährzellen häufig bereits zwei, die unregelmäßiger gestaltet sind und gerne der Kernmembran anliegen. Im Plasma der Nährzellen hat sich bereits etwas Fett gebildet, safraninophile Körnchen fehlen aber bestimmt noch gänzlich, während sie vereinzelt in der definitiven Ovocyte schon im leptotänen Stadium nachzuweisen sind. Wir dürfen also mit Sicherheit schließen, daß hier die in der Folge so wichtige Substanz anfangs von der Eizelle selbständig produziert wird, was ja bei Camponotus offen bleiben mußte. In dem Fall, der in unserer Fig. 1 wiedergegeben ist, liegt sie sogar in einer besonderen dichteren Plasmazone, wie wir sie sonst in den Nährzellen um den Kern als Entstehungsort schon kennen gelernt haben. Nimmt die Eizelle an Größe zu, so häuft auch sie Fett an, daneben aber steigt auch — immer in Nachbarschaft des Kernes — die Zahl der safraninophilen Körnchen. Parallel geht eine Vermehrung der Nukleolarsubstanz (Fig. 2). Der primäre Nukleolus ist herangewachsen und mehrere kleinere finden sich sonst noch im Inneren des Kernes und besonders dicht an der Membran. Schon zu dieser Zeit umgeben sich die ersten chromatischen Granula im Plasma mit einem Flüssigkeitshof und einer deutlichen Membran.

Wachstum des Eies, Vermehrung der Nukleolarsubstanz und Zunahme und Wachstum der akzessorischen Kerne sowie Fettanreicherung gehen nun lange Zeit parallel. Der Kern aber nimmt an Größe nach dem Stadium der Fig. 2 und 3 überhaupt an Volumen nicht mehr zu! Fett zeigt sich überall im Plasma zerstreut, die einzelnen Partikelchen sind recht verschieden groß und unregel-

mäßig gestaltet. Bald haben sich alle vorher vorhandenen chromatischen Körner in Trophonuklei gewandelt, in Fig. 3 findet sich kein solches mehr, das nicht mit einer Membran umgeben wäre. Die Nukleolen sind kaum zahlreicher, aber größer geworden, insbesondere gilt dies für den Primärnukleolus, der sich hier infolge einer Art Knospung in drei Teile gegliedert hat und an zwei Stellen mit der Membran verklebt ist. Immer geschlossener wird der Kranz von akzessorischen Kernen, der einschichtig den Eikern nach allen Seiten umgibt, wie wir dies auch bei Camponotus zunächst gesehen haben. Wie nun dort auf einem entsprechenden Stadium die nächsten Trophonuklei zwischen dem Eikern und den älteren Kernchen auftauchten, so auch hier (Fig. 5). In den letzeren nimmt, während sie anwachsen, die Nukleolarsubstanz beträchtlich zu, überall zeigen sich in den größeren Knospungsbilder am Nukleolus, ganz ähnlich denen, die man zu dieser Zeit am Primärnukleolus des Eikerns beobachtet. Auf einem solchen Stadium sind die akzessorischen Kerne aber schon nicht mehr auf die unmittelbare Nachbarschaft des Eikerns beschränkt, sondern liegen in einem Gürtel, dessen Breite dem Durchmesser des ursprünglichen Kernhaufens entspricht, dicht unter der Oberfläche um das Ei. Der vordere und mittlere Teil des Eies bleibt dann frei von Fett. Hatten wir schon bei Camponotus den Eindruck gewonnen, daß die erste Generation der akzessorischen Kerne vom Ei selbständig gebildet wurde, so gilt dies für das vorliegende Objekt in gesteigertem Maße; die Schilderung der Nährzellwandlungen wird es weiter zu erhärten haben. Die zweite, wandständige Generation aber entstand bei Camponotus scharf abgeschnitten von der ersten und alles sprach dafür, daß sie sich lediglich aus Nährzellchromatin entwickelten. Hier scheint die zweite Generation gemischten Ursprungs zu sein, da die eben beschriebene ringförmige Zone sich offenbar direkt von den primären Trophonuklei durch Abwanderung herzuleiten scheint. Späterhin aber kommt sicher auch diese Entstehungsquelle in Betracht, wenn auch in ziemlich bescheidenem Maße. Aeltere Eier zeigen immer noch neue kleinste Kernchen in Entstehung um den Eikern, der in einer vorderen Ecke liegt. Sehr weit nach hinten reichen die Trophonuklei auch jetzt noch nicht. Die letzten sind sehr klein, zum Teil erst Granula ohne Nukleolen, entstehen also an dieser Stelle (Fig. 8). Für sie kommt der Eikern nicht mehr als Ausgangspunkt in Frage, den Weg weisen uns vielmehr vereinzelte safranino-

phile Granula, die hier in der Tiefe des Eies und auf der Straße zum Eizapfen, gelegentlich selbst in diesem liegen, also aus den Nährzellen stammen. Die Nukleolen der akzessorischen Kerne zeigen jetzt kaum mehr Kospen, fast immer finden sich je zwei, meist von verschiedener Größe. Die Nukleolarsubstanz des Eikerns ist stark reduziert worden. Zunächst schwanden die peripheren Nukleoli (Fig. 5), dann setzte unter gleichzeitigem starkem Aufquellen des primären Nukleolus erneut eine Knospungsphase an diesem ein . 6), auch diese kleineren Nukleoli aber schwinden (Fig. 7), r primäre Nucleolus aber scheint alsbald zu platzen, wie wir das nach einem so plötzlichen Anwachsen noch an anderen Nukleolen sehen werden, um durch einen kleineren aber kompakten ersetzt zu werden (Fig. 8).

Die Chromosomen zeigen hier nicht die Neigung zu verklumpen, wie wir ihr schon mehrmals (bei Bombus, Andrena, Osmia, Solenius und in abgeschwächtem Maße bei Camponotus begegneten), sondern bleiben stets isoliert im Kernraum zerstreut. Sie halten anfangs, wie aus unseren Figuren hervorgeht, die chromatische Farbe zäher als gewöhnlich fest, später aber färben sie sich auch stets plasmatisch. Das Liningerüst ist zwischen ihnen meist deutlich erkennbar, ebenso in den Trophonuklei, manchmal aber hat es sich in meinen Präparaten kaum gefärbt, so daß ein Eindruck hervorgerufen wird wie in Fig. 5.

Ueber die weitere Entwicklung ist wenig zu sagen. Die Kerne breiten sich rundum aus, dringen aber im Gegensatz zu Camponotus nie in die tieferen Regionen des Eiplasmas. Den Eikern in älteren Eiern zu finden stößt auch hier auf ziemliche Schwierigkeiten, da er immer unscheinbarer und den Trophonuklei ähnlicher wird. Nach seiner Lage inmitten einer Ansammlung von solchen, die sich nur an dieser Stelle im Ei findet, muß er auf Fig. 9 wiedergegeben sein. Er ist dann kleiner geworden und noch ärmer an Nukleolarsubstanz. Die Figur zeigt zugleich, wie im dottergefüllten, hier aber noch nicht ausgewachsenen Ei die Trophonuklei wenig Platz zur Entfaltung haben und eng an die Oberfläche gedrängt sind. Die Fetttropfen sind sehr gewachsen, sie durchsetzen das ganze Ei gleichmäßig, zwischen ihnen liegen die mit Safranin sich färbenden Dotterkugeln.

Die Degeneration der Kernchen wurde nicht studiert. Es bleibt uns noch die Schilderung der Nährzellverhältnisse übrig, die von denen bei Camponotus recht sehr abweichen. Ein oder zwei Nukleolen

wachsen stark heran, ohne, wie gewöhnlich, in viele kleine zu zerfallen; statt dessen nehmen sie aber eine sehr wechselnde Gestalt an, sind unregelmäßig band- oder birnförmig und haben, wie wir es auch gelegentlich am Primärnukleolus des Eikernes gesehen haben, lange Zeit die Neigung, mit einem oder beiden Enden der Kernmembran anzuliegen, nie aber mit der Längsseite (Fig. 10, 11). Diese Beziehung wird erst in alten Nährzellkernen aufgegeben, indem sie sich dann mehr abrunden, in der Kernmitte liegen und allmählich tiefgreifende Strukturveränderungen zeigen (Fig. 12—15). Der bis jetzt scheinbar, von Flüssigkeitsvakuolen abgesehen, einheitlich zusammengesetzte Nukleolus sondert sich in eine mit sauren Farben zu färbende Grundsubstanz (Plastin) und in einige verschieden große safraninophile, hier also chromatische Tropfen. Diese werden immer zahlreicher und kleiner (in der Figurenfolge 14, 15, 13).

In dem feinmaschigen Liningerüst fehlten anfangs weitere chromatische Einschlüsse völlig. Auf einem mittleren Stadium (Fig. 11) treten aber schon teils in Nukleolennähe, teils in der der Kernmembran solche in Kernchenform auf; die häufige Lage dicht am Nukleolus spricht dafür, daß sie von ihm abstammen. Die gleiche Substanz durchsetzt zu dieser Zeit die Kernmembran in einer Weise, die es oft nicht sicher sagen läßt, ob sie noch dem Kern oder dem Plasma zuzuschreiben ist. Wir können diese Körnchen als die Anlage einer sekundären Nukleolengeneration ansehen, denn sie vermehren sich und wachsen in älteren Kernen zu wesentlich größeren, scharf umrissenen runden Tröpfchen aus, die diesen Namen unzweifelhaft verdienen (Fig. 13). So erhalten sie Größe und Gestalt der gleichzeitig im Primärnukleolus sich differenzierenden Tropfen, und die Möglichkeit, daß ihre Zahl durch die Auswanderung solcher vermehrt wird, ist gegeben.

Ist also die Entfaltung der chromatischen Strukturen der Kerne hier eine viel geringere als wir es bisher gewohnt sind (man vergleiche etwa mit Taf. 4, Fig. 14), so gilt dies entsprechend für die Vorgänge im Plasma. Wir berichteten schon oben, daß zuerst in den Nährzellen nur einige wenige Tröpfchen sich finden und keine safraninophilen Substanzen. Auch weiterhin ist es zunächst nur das Fett, das langsam zunimmt; in feineren Körnchen als im Ei liegt es im Plasma zerstreut. Nach einiger Zeit bildet sich eine schmale spezifische Plasmazone um den Kern, ähnlich wie bei Camponotus. Dann zeigt das Fett rasch eine besondere Vorliebe für diesen Bereich

und bald finden wir es nahezu ausschließlich hier angehäuft (Fig. 12). Es wird hier in der Hauptsache eine Zeit lang angestaut, um in etwas älteren Nährverbänden in das übrige Plasma und von da in das Ei überzutreten. Die Verbindungsbrücke zu diesem ist dann ebenfalls davon durchsetzt.

Der Plasmaring um den Kern ist ebenfalls faserig differenziert, nur schwächer als bei Camponotus, und das übrige Plasma nur äußerst selten von der einen oder anderen konzentrischen Lamelle durchzogen. Daß von einer Entstehung der Zone im Sinne G ü n t h e r t s als aus ehemaligen Kernbezirken nicht die Rede sein kann, wird hier noch deutlicher als bei Camponotus zu erkennen sein. Die Struktur beider Teile ist eine völlig verschiedene, an ein Hineinverfolgen der Lininbälkchen in den Ring nicht zu denken; dazu kommt die Art, wie sich das Fett dort anhäuft.

Eine Bevorzugung dieser Stelle für die Fettbildung haben wir auch schon den Präparaten vom Camponotusovar entnehmen können; aber dort spielte daneben vor allem die Ausbildung der safraninophilen Tropfen eine große Rolle (Taf. 5, Fig. 16). Hier fällt diese fast ganz weg. Nur selten kann man, wie schon gesagt, mit Sicherheit solche Substanz außerhalb des Kernes feststellen, am ehesten noch in den älteren Zellen. Von der Sinnfälligkeit wie in den bisherigen Objekten ist die Sekretion derselben hier nicht. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich dies in direkten Zusammenhang einmal mit der bescheidenen Entfaltung der Nukleolarsubstanz im Nährzellkern und dann mit der Art der Entstehung der akzessorischen Kerne im Ei bringe. Wir haben ja gesehen, daß diese lange Zeit auf die Eizelle selbst und als Chromatinquelle auf den Kern derselben hinweist, daß auf Kosten der Nährzellen erst spät Trophonuklei auftreten und daß diese auf äußerst kleine Granula zurückgehen (Fig. 8). Groß ist endlich bei der Kleinheit des Eies die Zahl derselben, die hiezu benötigt wird, auch nicht. Was uns also zunächst bei Myrmecina ungewohnt erscheint, erklärt sich durch die begleitenden Umstände sehr wohl und wird zu einer indirekten Bestätigung der Richtigkeit unserer Auffassung der Kernchenentstehung.

Für die Entstehungsfrage des Fettes ist von Bedeutung, daß auch in älteren Follikelzellen Fett auftritt (Fig. 16). Das ist auch bei anderen Objekten vielfach der Fall und gibt uns einen wichtigen Hinweis für die Wege der Fettzufuhr für das Ei. Die Tätigkeit

der Nährzellen scheint mir dabei eine recht untergeordnete Rolle zu spielen. Oft bildet das Ei schon frühzeitig selbständig Fett; die bei Bombus gefundenen Massen in sehr jungen Ovocyten (Taf. 4, Fig. 1, 2) kann man nicht als von den Nährzellen eingewandert ansehen und ebensowenig hier in den jungen Eiern der Fig. 2—5 (Taf. 6). Man muß sich vielmehr vorstellen, daß die ganze Eiröhre, soweit sie noch wachstumsfähig ist, gelöste Stoffe aus der Umgebung aufnimmt, die durch gewisse Zellen, die Follikelzellen, in der Regel durchgehen und erst in den Ei- bzw. Nährzellen zur Dotterbildung verwandt werden. Beide Zellsorten tun dies in verschieden starkem Maße und die Tätigkeit der Nährzelle bleibt entweder eine mehr passive, geringe Fettmengen aufspeichernde oder sie bildet viel Fett und gibt es jeweils rasch an die Eizelle ab (so etwa bei Bombus). Gelegentlich aber kommt es auch schon in den Follikelzellen, sowohl denen, die um und zwischen den Nährzellen liegen, als auch denen um das Ei, zu einer „unbeabsichtigten" Fettbildung auf Kosten des durchziehenden Säftestroms. Dieses Fett kann aber dann natürlich nicht als solches an das Ei weitergegeben werden.

Myrmecina latreillei hat uns also Camponotus sehr ähnliche Zustände vorgeführt, nur geschieht alles, der Kleinheit der Tiere und damit der Eier entsprechend, in reduziertem Maße. *Sehr früh entstehen um den Ovocytenkern die akzessorischen Kerne aus chromatischen Tröpfchen, die sicher von der Zelle selbst gebildet wurden; sie treten in ihr vereinzelt schon im Leptotänstadium auf. Rasch bilden sie einen dichten Kranz um den Eikern. Lagebeziehungen, der Ort, der hierauf neu entstehenden Kernchen, und die Vorgänge im Ovocytenkern sprechen neben der chemischen Beschaffenheit der Nukleoli in den akzessorischen Kernen dafür, daß sie ein Produkt des Eikernes sind; dessen Nukleolarapparat vermehrt sich gleichzeitig erheblich, periphere sekundäre Nukleoli treten auf, schwinden und werden durch Knospung ersetzt, um wieder zu schwinden. Schließlich ist die Nukleolarsubstanz bis auf einen kleinen Rest erschöpft. Gleichzeitig aber treten ebenso reagierende*

Sekretkörnchen aus den Nährzellen herein, um die zur Besetzung der Eioberfläche noch nötigen Trophonuklei zu bilden, von der ein Teil bereits von dem ursprünglichen primären Kernchenhaufen aus versorgt wurde. Damit stimmt überein, daß solche Substanzen sich im Nährzellplasma nur sehr spärlich finden und die Entfaltung des Nukleolarapparates in diesen Zellen auch eine ungewöhnlich bescheidene ist. Die akzessorischen Kerne bleiben im Gegensatz zu Camponotus stets rein oberflächlich liegen.

Ichneumoniden. (Taf. 7).

a) Rhyssa.

Die Schlupfwespen stellen sich, soweit ich sie untersuchte, als recht interessante Objekte für die akzessorischen Kerne heraus. Näher eingegangen sei hier vor allem auf zwei Formen, Rhyssa persuasoria L. und Trogus exaltatorius, welch letztere ich aus Sphinx ligustri - Puppen gezogen hatte. Soweit die Dinge uns schon gewohnt sind, seien sie kürzer abgetan. In einem völlig typischen Bukettstadium enthält das Plasma bereits reichliche stark färbbare Einschlüsse. Wird die Orientierung der Chromosomen aufgegeben, so daß sie unregelmäßig im Kern durcheinander liegen, so haben sie sich bereits weiter vermehrt und liegen besonders zahlreich in Kernnähe (Taf. 7, Fig. 1). Im Kern sind einige verschieden große Nukleolen anzutreffen. Die zunächst noch recht scharf umschriebenen, vielfach gerade verlaufenden Chromosomen krümmen sich regelmäßig und neigen dazu, sich zusammenzulegen, die Nukleolen zeigen dann die deutlich erkennbare Neigung, den Chromosomen aufzusitzen (Fig. 2). Schon zu dieser Zeit setzt nun der Prozeß ein, der die Form besonders interessant macht. An der einen oder anderen Stelle scheint die Kernmembran auf den ersten Blick eine Strecke weit doppelt zu sein (Fig. 2), der dazwischen eingeschlossene Raum ist flüssigkeitsreich, daher von einem nur lockeren Retikulum durchsetzt und gleicht dadurch vielmehr dem Kern als dem Plasma. Bei genauem Zusehen aber erkennt man, daß das Gerüstwerk des Kernes etwas lockerer gebaut ist als in der fraglichen Zone, was z. B. deutlich aus Fig. 3 hervorgeht. Durch verschiedene Einstellung läßt

sich leicht feststellen, daß sie, nach dem Rand zu allmählich niedriger werdend, kappenförmig dem Kern aufliegt. In etwas älteren Zellen nun tauchen in dieser schmalen Zone anfangs vereinzelt, später zahlreicher, stark färbbare Körner auf, die um sich eine Vakuole erregen und ziemlich stark heranzuwachsen befähigt sind. Die Vakuolen sind anfangs nur unscharf begrenzt, in der Folge aber kommt es zur Ausbildung einer Membran. Entsprechend dem Inhaltskörper wächst auch die Vakuole, so daß die fein gerinnselige Masse, in der sie aufgetreten sind, immer mehr schwindet und ein Bläschen sich an das andere drängt. Die Form derselben bleibt aber dabei in der Aufsicht gesehen meist eine runde; Profilbilder jedoch zeigen, daß die anfangs allein vorhandene äußere Membran diesem Wachstum der Vakuolen wenig oder gar nicht nachgibt und sie zwingt, sich in dem einmal gegebenen Raum stark abzuplatten. Von Wichtigkeit ist weiterhin, daß in den größeren Bläschen ein regelrechtes lockeres Retikulum ausgebildet wird und an Stelle des einen stark färbbaren Tröpfchens mehrere auftreten. Dies ist der Prozeß, den die Fig. 3, 4, 5 a, b , 6, 7 a, b, c, 8 a, b darstellen sollen. In drei Fällen sind dabei mehrere Schnitte durch den Kern gezeichnet, um aus der Aufsicht und der Profilansicht ein klares Bild von der Form der Gebilde erstehen zu lassen und zugleich einen Ueberblick über die Weiterentwicklung des Nukleolarapparates zu geben.

An der Hand der Bilder seien noch einige ergänzende Bemerkungen gemacht. Die Eizelle wächst während des beschriebenen Vorganges stetig heran. In Fig. 4 ist noch das ganze Plasma mit eingezeichnet, die Eier, denen die übrigen Kerne entnommen sind, sind schon beträchtlich größer, zum Teil doppelt so lang und länger. Die Plasmaeinschlüsse vermehren sich anfangs noch (Fig. 4), halten aber dann nicht mehr Schritt mit dem Eiwachstum; zuerst mehr rundlich, werden sie rasch unregelmäßig gestaltet und bekommen die Neigung, unregelmäßig fädchenförmig zu werden; dazwischen tauchen größere rundliche Einschlüsse auf, die an degenerierende Kerne erinnern, ohne jedoch solche zu sein (die Figur 4 enthält zwei von ihnen); sie werden aber bei weiterem Wachstum an den hinteren Eipol abgedrängt, wo sie lange in gesteigerter Zahl sich finden. Auch die Fädchen entschwinden allmählich, um den Kern vor allem ist in der Folge das Plasma völlig rein. Wie die dem Kern aufliegenden Vakuolen allmählich wachsen, ist aus Fig. 5 a und 6 zu erkennen; beides sind ganz oberflächliche Ansichten, bei Fig. 5 a ist der darunter-

liegende Kern etwas angeschnitten. Daß die Bildung nicht allseitig den Kern umhüllt, geht aus den Querschnitten durch denselben hervor. Da die gezeichneten Stellen wegen dieser und nicht der Chromosomengeschichte ausgewählt sind, zeigen sie nicht viel von ihr. Die Chromosomen behalten die Tendenz, beisammen zu bleiben, bei (Fig. 4). Die heranwachsenden und zahlreicher werdenden Nukleolen finden sich immer noch mit Vorliebe in ihrer Nähe. Sie bleiben, wenn auch nicht immer sehr deutlich, doch stets auffindbar. In den älteren Eiern neigt das Kerngerüst meist jetzt schon dazu, das Eisenhämatoxylin zäher festzuhalten.

Die äußere Membran bleibt im allgemeinen gleich der Kernmembran glatt gestreckt, nicht selten zeigen sie jedoch kleine Buckel, wie in Fig. 8 b, oder besonders deutlich in Fig. 4 auf der einen Seite.

Wie haben wir nun die Erscheinung zu deuten? Auf den ersten Blick läßt sich eine Aehnlichkeit konstatieren mit den Fällen, in denen um den Ovocytenkern frühzeitig ein Kranz von akzessorischen Kernen auftritt, also mit den Verhältnissen, wie wir sie im Voranstehenden von Ameisen und Wespen beschrieben haben. Wie dort tauchen dicht außerhalb des Kernes stark färbbare, wir dürfen wohl sicher, obwohl mir infolge beschränkten Materials nur Eisenhämatoxylinpräparate von dem Objekt vorliegen, sagen, chromatische runde Körper auf, um die sich Vakuolen und Membranen bilden, die heranwachsen und ein Liningerüst entfalten. Der Unterschied besteht lediglich in den Modifikationen, die durch die vorher einsetzende teilweise Hüllbildung um den Kern bedingt sind, d. h. darin, daß die Kernchen sich nicht vom Kern wegbewegen können und nicht ihr Bestreben, allseitig zur Kugel heranzuwachsen, verwirklichen können, sondern in einer Richtung hochgradig abgeplattet bleiben.

Diese Hülle aber erinnert sogleich an die spezifischen Plasmazonen, die wir schon mehrfach kennengelernt haben (Taf. 5, Fig. 10, 16, 18; Taf. 6, Fig. 11, 12, 13), sie unterscheidet sich nur durch untergeordnete Faktoren. Dort ist sie allseitig, und die Struktur des Plasmas innerhalb der spezifischen Zone gleicht nicht so sehr der des Kernes, wie hier besonders anfangs. Später wird sie aber genau so bei dem vorliegenden Objekt entschieden viel dichter als das Liningerüst (z. B. in Fig. 5 a, Taf. 7). Weiterhin bleibt es hier stets bei der Bildung nur einer solchen Membran, während die Nährzellen von Myrmecina und Camponotus deren mit der Zeit mehrere hintereinander ausbildeten; anfangs aber wird auch dort

nur eine einzige angelegt (Fig. 10, Taf. 5) und bei der ersteren Form ist die Entwicklung zeitlebens eine sehr beschränkte (Fig. 13, Taf. 6, die den Höhepunkt der Entfaltung darstellt).

Dazu kommen noch Gründe, die wir in der Folge erst eingehender bringen können, die Art, wie eine homologe Bildung bei einer anderen Ichneumonide in die Erscheinung tritt und die Tatsache, daß entsprechende Strukturen auch in den Nährzellen des gleichen Objektes vorkommen. Wir denken uns alle diese Dinge auf gleiche Weise entstanden, und sehen in ihnen den Ausdruck einer unter Umständen rhythmisch sich wiederholenden Kernsekretion, die zu einer Art Plasmabildung führt. Dieses neue Plasma mischt sich aber nicht mit dem bisher vorhandenen, so daß es zu einer Membranbildung an der Grenze beider Regionen kommt, die mit der den Kern selbst umgebenden offenbar große, nicht nur äußerliche Aehnlichkeit besitzt. Diese Substanzen verändern sich hierauf soweit, daß eine erneut einsetzende, der ursprünglichen gleichgeartete Tätigkeit abermals zu einer besonderen, durch eine Grenzlamelle abgegliederten Zone führt, ein Prozeß, der sich dann noch sehr oft wiederholen kann und Zellen hervorbringt, deren ganzes Plasma derart geschichtet ist (siehe im Folgenden).

In dieser Zone nun treten die ersten Anlagen der Trophonuklei auf. Wir erinnern uns, daß wir bereits mehrfach es in hohem Grade wahrscheinlich machen konnten, daß diese wenigstens indirekt als ein Produkt des Kernes anzusehen sind; insbesondere galt dies auch für die erste um den Kern auftretende Generation derselben bei den Ameisen. Färberische Aehnlichkeit derselben mit den Nukleolen, Ausschalten der sekretorischen Tätigkeit der Nährzellen zu dem betreffenden Zeitpunkt, topographische Beziehungen waren die Gründe, immer abgesehen natürlich von dem gewichtigen Moment, daß eben regelrechte Kerne es sind, die hier entstehen. Dazu kam weiterhin, daß das chromatische — in der Folge akzessorische Kerne ergebende — Sekret in den Nährzellen, wo spezifische Plasmazonen um den Kern vorhanden waren, allemal zunächst in diesen entstand (Taf. 5, Fig. 16). Schon damals haben wir daraus den Schluß gezogen, daß auch dieses wohl unter besonderer Anteilnahme des Kernes entstehe.

Das gleiche gilt nun auch in dem vorliegenden Fall für den Eikern und mir scheint, daß hier diese Anteilnahme sogar in besonders sinnfälliger Weise zutage tritt und sehr gut geeignet ist, die ent-

sprechende Hypothese bezüglich der Entstehung der Trophonuklei bei den Ameisen (und damit des chromatischen Sekretes in den Nährzellen) zu stützen. Die ganze Bildung gehört hier so sinnfällig in den Wirkungskreis des Kernes, wie man es sich nur wünschen könnte.

Ich bin aber auch hier vorsichtig und spreche wie bisher nur von einer „Anteilnahme des Kernes", seinem „Wirkungskreis" und ähnlich; ein direkter Chromatinaustritt durch die Membran oder ein Loch derselben kann nicht mit Sicherheit erschlossen werden. Es ist möglich, daß die chromatischen Tropfen zwischen den zwei Membranen direkt ausgetretene Nukleolen sind, aber es läßt sich ebensogut an die Möglichkeit denken, daß sie aus Substanzen, die, färberisch nicht faßbar, dem Kern entstammen, unter Zutritt von solchen im Plasma sich aufbauen. Obwohl diese Unsicherheit bestehen bleibt, stellt der beschriebene Vorgang doch eine wesentliche Stütze für die Richtigkeit unserer bisher in dieser Untersuchung vertretenen Auffassung dar.

Eine Parallelerscheinung haben wir, darauf muß noch hingewiesen werden, übrigens schon in den Nährzellen von Camponotus angetroffen. Dort wandelte sich das chromatische Sekret gelegentlich schon verfrüht, d. h. in der Nährzelle selbst und zwar auch dann stets zwischen Kernmembran und der zunächstliegenden Kernhülle zu einem regelrechten Trophonukleus um (Fig. 18) und wurde durch die mit der Lage verknüpfte Einengung zu einer mehr abgeplatteten Form gezwungen.

Eine weitere Merkwürdigkeit des Objektes ist nun weiterhin, daß die Trophonuklei, deren Entstehung wir soeben beschrieben haben, sich nicht weiter entwickeln, wie wir es gewohnt sind, sondern wieder rückgebildet werden, um von einer zweiten Generation von Kernchen abgelöst zu werden, die aus Nährzellchromatin ohne Lagebeziehung zum Kern entsteht. Auf solche Weise liefert das Objekt auch einen besonders eindeutigen Beleg für die ebenfalls schon von anderen Objekten abgeleitete Annahme, daß hier die akzessorischen Kerne gemischten Ursprungs sind, d. h. von der Eizelle selbst und von den Nährzellen stammen. Der Rückbildungsprozeß ist nicht ganz leicht zu beobachten. Eier, die wenig älter sind als jene, die die erste Trophonukleigeneration auf dem Höhepunkt erkennen lassen, wie in Fig. 8, zeigen sie schon stark reduziert (Fig. 9a, b). Der Raum zwischen den beiden Membranen schwindet

nahezu ganz, so daß die Kernchen noch mehr eingeengt werden, was offenbar ein wesentlicher Faktor bei der Degeneration ist und die Substanz zwischen ihnen scheint zu verklumpen, denn im Gegensatz zu früher treten jetzt den Kernchen außen angelagert stark färbbare Substanzen auf (Fig. 9 a), die sich sogar zu einem dichten Ring um dasselbe verdichten, während in diesem noch der Nukleolus des Trophonukleus erkennbar ist (Fig. 9 b, links ist hier die Membranduplikatur noch erkennbar!). Der Kern fängt zu dieser Zeit an, weiter zu wachsen, was bei den bisher studierten Hymenoptereneiern auf einem entsprechenden Stadium nie mehr der Fall war, und einer von seinen Nukleolen beginnt sich beträchtlich zu vergrößern (Fig. 10, 11). Eine Zeitlang liegen noch einzelne Ringe der Kernoberfläche dicht an, die wir nach dem Vorangehenden als letzte Reste der ersten Trophonukleigeneration ansehen dürfen, aber auch sie schwinden rasch. Sicher ist also jedenfalls, daß die Kernchen nicht dem üblichen Bestreben folgen, vom Kern abzuwandern und sich einen größeren Bezirk des Eies zu erobern, (hieran hindert sie zweifellos die sie umziehende Membran), sondern dicht an der Oberfläche des Kernes sich auflösen. Grund der Degeneration ist möglicherweise, daß dieser zu wachsen beginnt, ohne daß die äußere Membran sich entsprechend vergrößert, und so die Kernchen gewissermaßen „erdrückt" werden.

Jedenfalls wird dadurch sehr deutlich gemacht, daß die in der Folge überall an der Eioberfläche auftretenden Trophonuklei anderen Ursprungs sind. Sie entstammen auch hier, wie wir es bisher dargestellt haben, den Nährzellen, indem diese in großer Menge sehr kleine Granula safraninophiler Natur in das Ei senden. Ihre Tendenz, zur Eioberfläche zu steigen, ist uns schon eine gewohnte; immer aber finden sich, zumal in der Periode heftigster Kernchenbildung, im Innern Granula gleicher Natur; allein die oberflächlich gelegenen bilden Vakuolen und Membranen um sich. Hier liegen sie dann in großer Zahl beisammen (Fig. 13). Vor der Vakuolenbildung zeigt die Granula, soweit sie in Kernnähe liegen, Fig. 11; einem Ei, in dem die ersten Bläschen sich bilden, entstammt Fig. 12. Die Möglichkeit, daß ein Teil der chromatischen Granula nicht im Nährzellplasma, sondern im Eiplasma selbst entsteht, bleibt natürlich wieder bestehen.

In den Nährzellen findet sich das Sekret in entsprechender Form reichlich vor (Textfig. 18). Anfangs liegen nur stark färbbare

Kappen der Kernmembran dicht auf, die sich scharf abheben und weit ins Plasma ragen; später verflachen sie sich, kriechen amöbenähnlich auseinander und verlieren allmählich damit ihre intensive Färbbarkeit. Sie erinnern in alledem völlig an die Nukleolenwandlungen, die ich am heranwachsenden Sagittenei beschrieben (1910)

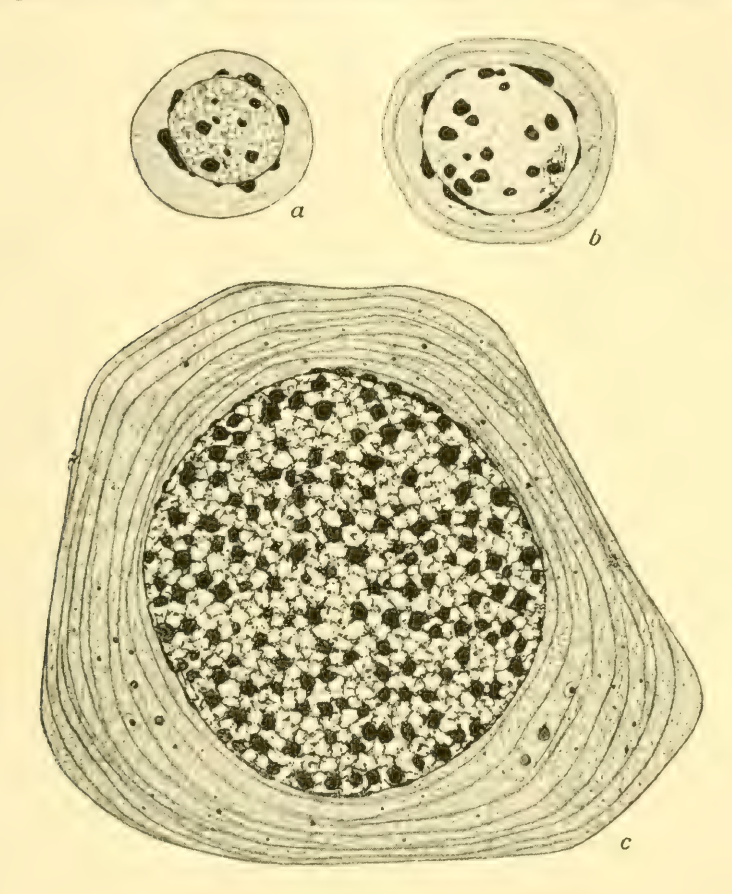


Fig. 18.

und die Jörgensen bestätigte. Ich habe mich später (in meinem Praktikum) der Jörgensenschen Auffassung angeschlossen, wonach sie ausschließlich dem Kern angehören und mit dem Keimbahnkörper nichts zu tun haben. Dann muß es sehr auffallen, wie ähnlich sich hier eine rein nukleäre und eine sekretorische Struktur im Plasma verhält, für die wir ja schon mehrfach eine große Ver-

wandtschaft mit dem Nukleolarapparat vermuteten. Daneben aber tauchen bald anfangs einige wenige, bald zahlreichere frei im Plasma liegende Granula auf, wie sie dann in das Ei einwandern. Gleichzeitig damit setzt aber die schon oben kurz erwähnte Lamellenbildung ein. Zunächst wird eine einzige zusammenhängende Hülle etwa in der Mitte zwischen Kernmembran und Zelloberfläche gebildet, entsprechend dem Wachstum aber steigt deren Zahl ganz beträchtlich und das Plasma älterer Zellen ist wie mit Jahresringen bis an den Rand gefüllt (Textfig. 18, c). Auch dann läßt sich oft noch konstatieren, daß die eine oder andere Kugelschale den Kern ohne Unterbrechung umzieht. Sekretgranula finden sich dann auch in den äußeren Ringen.

Es kann kein Zweifel sein, daß diese Zonen — ein eindringlicher Ausdruck der sekretorischen Tätigkeit des Kernes — analog sind der einzigen und nur teilweisen Hülle, die wir um den Eikern auftreten sehen. Beides sind ja Schwesterzellen und suchen hier ein Stück weit noch gleichen Schritt zu halten; in der Eizelle handelt es sich aber offenbar um einen unzweckmäßigen Prozeß, der wieder rückgängig gemacht wird und damit den Untergang der schon gebildeten Trophonuklei nach sich zieht.

Eine Kernbildung innerhalb der Nährzellen habe ich nicht beobachtet. Dagegen ist zu vermuten, daß es wohl nicht allein Fixierungssache ist, wenn man vielfach kleine Flüssigkeitsansammlungen um die Sekretkörner antrifft und daß ältere Granula anschwellen und ihre Struktur lockern können.

Doch kehren wir nun zum weiteren Schicksal der wandständigen jungen Trophonuklei im Ei zurück. Sie wachsen sehr langsam heran. In recht stattlichen Eiern, die schon Dotter zu bilden beginnen, sind sie noch ungewöhnlich klein. War anfangs nur das Auftreten eines zweiten kleinen Kernes (Nukleolus) in ihnen zu entdecken (Fig. 13), so erfüllt den gewachsenen Kern ein feines sich wohl färbendes Gerüst (Fig. 14, 15), in dem sich stellenweise die Tendenz, auf einzelne Schollen zurückzuziehen, sich bemerken läßt. Sie zerschnüren sich, wie immer, amitotisch und treiben Knospen. Einige Nukleolen heben sich ab. In älteren Eiern, die lebhaft in Dotterbildung begriffen sind, bleiben sie aber nicht, wie es sonst fast immer der Fall ist, auf die unmittelbare Oberfläche oder doch wenigstens eine oberflächliche Zone beschränkt, sondern dringen tief ins Plasma, bis in die Eimitte ein! Fig. 14 zeigt, wie mehr seit-

lich im Ei überall zwischen große Dotterkugeln die Kerne eingestreut sind und Fig. 15, daß sie im gleichen Ei in der Mittellinie, die noch nicht völlig mit Dotter gefüllt ist, sich in besonders großer Zahl anhäufen, ja stellenweise dicht drängen. Die Trophonuklei nehmen hier also einen so beträchtlichen Teil des Eivolumens ein, wie bei keinem der bisher beschriebenen Objekte.

Aber auch der Kern hat offenbar seine Rolle nach der ersten wieder unterbundenen Periode der Tätigkeit nicht aufgegeben. Vergleichen wir an den bisher dargelegten Ovogenesen den Zeitpunkt der Erschöpfung des Eikerns an Chromatinnukleolen mit dem der heftigsten Anteilnahme an der Trophonukleibildung, so zeigt sich jedes Mal ein deutliches Abhängigkeitsverhältnis. Bei Solenius ist die Beteiligung des Eikernes jedenfalls eine bescheidene. Die Nukleolen werden sehr allmählich weniger, der Kern bleibt frühzeitig im Wachstum stehen; bei Andrena eine ziemlich spät einsetzende aber energische Beteiligung. Der Kern wächst bis dahin und nimmt dann rapide an Größe und Nukleolarreichtum ab; bei Camponotus setzt die Beteiligung sehr frühe ein: Der Kern wächst von diesem Moment an nicht mehr, die geringe Nukleolarsubstanz schwindet dabei schnell; ebenso bei Myrmecina. Hier nun wird die Kernchenbildung am Eikern unterbrochen, die Folge ist ein ungewöhnliches Weiterwachsen und Anreichern des Kernes mit Nukleolarsubstanzen. Die Dinge harmonieren also aufs beste und die Ausnahme erhärtet die Regel.

Dieser im älteren Ei ungewöhnlicherweise noch eine große Energiequelle darstellende Kern tritt nun aber sichtlich nochmals in den Dienst der Bildung akzessorischer Kerne. Dafür spricht eindeutig Fig. 14, die den Kern enthält, der zu dem Ei gehört, dem auch Fig. 15 und Fig. 16 entnommen sind. Nachdem die Nukleolen sich außerordentlich vermehrt haben und viele sehr kleine dem stark färbbaren Kerngerüst eingelagert wurden, entstand ein Kranz von kleinen Kernen um den Mutterkern. Sie möchte ich als eine dritte gesonderte Gruppe von Tophonuklei ansehen, die die erste zugrunde gegangene ersetzt. Die enge genetische Beziehung zum Eikern wird hier jedoch nicht durch zwangsweise Anschmiegung an diesen verdeutlicht. Leider enthält mein Material keine Eier, die geeignet wären, das weitere Schicksal des Eikernes zu erkennen. Wir dürfen vermuten, daß, wenn der Kernbildungsprozeß um ihn so lebhaft weitergeht, er doch noch einer zwar späten aber

weitgehenden Erschöpfung anheimfällt (die Chromosomen sind zum Teil links an der Kernmembran in Fig. 14 eingetragen).

Auf das eben beschriebene Objekt bin ich schon in meiner ersten Mitteilung in Kürze eingegangen; ich hatte aber damals die Verhältnisse nicht ganz richtig erkannt und die erste Phase der Bildung akzessorischer Kerne als eine regelrechte Knospung am Eikern gedeutet. Es war mir entgangen, daß diese zwischen zwei Membranen liegen und die äußere, beobachtete, schien mir die Kernmembran, die die „Karyomeriten" noch eine Zeitlang im Kern zurückhält.

b) Trogus.

Daß eine solche Auffassung nicht richtig war, wird zur völligen Sicherheit, wenn man diese Periode der Eibildung bei Trogus exaltatorius Panz. aus Sphinx ligustri vergleicht, auf die noch in Kürze eingegangen sei. Denn hier entsteht um den Eikern auf einem etwas späteren Stadium genau so an einem Teil seiner Oberfläche eine Membran, wie wir sie eben kennen gelernt haben, nur kommt es in dem so entstehenden Zwischenraum nicht zur Ausbildung kleiner Kerne oder auch nur chromatischer Granulationen. Plasmagerinnsel erfüllt die Zone, das hier auch viel deutlicher in seiner Struktur vom Kerngerüst zu unterscheiden ist, da es sehr dicht, dichter als das Gefüge des übrigen Plasmas sogar ist (Fig. 17, 18). In gleicher Weise wird bei beiden Tieren diese Differenzierung wieder rückgebildet.

Auch sonst sind die Aehnlichkeiten weitgehende. In gleicher Weise folgt nach einiger Zeit auf den eben beschriebenen Vorgang das Einströmen feinkörnigen Sekretes von den Nährzellen her, das den Ausganspunkt für die zahlreichen Trophonuklei abgibt, die hier nun sich vor allem am hinteren Pol in großen Mengen anhäufen, ähnlich, wie wir es z. B. von Andrena (Taf. 3, Fig. 8) abgebildet haben. Von hier zieht dann ein Strom von jungen Trophonuklei an den Seiten nach vorne. Wie wir aber bei Rhyssa schon eine weitere Beteiligung des Eikerns an der Vermehrung der Kernchen annehmen durften, so auch hier. Sie setzt aber schon etwas früher ein. Die jungen Kernchen erscheinen nämlich dann wieder besonders zahlreich in Kernnähe, und zwar nur an der Innenseite des wandständigen, anfangs runden, nun aber abgeplatteten Kernes (Fig. 19, 20).

Was ihre Struktur anbetrifft, so ist sie aber eine ganz andere.

Das Liningerüst ist äußerst schwach färbbar und in ihm sind, wenn das Kernchen heranwächst, zahlreiche, scharf hiervon abgesetzte runde, in lebhafter Knospung befindliche Nukleolen vorhanden. Dieser Unterschied wird interessant, wenn wir einen Blick auf die Verschiedenheit der Eikernstruktur in beiden Objekten werfen. War bei der eben besprochenen Rhyssa, wenigstens in den älteren Eikernen, ein stark färbbares Gerüst vorhanden, so treffen wir hier ebenfalls nur ein äußerst blasses Liningerüst und zahlreiche, sich scharf abhebende Nukleolen, also die gleichen Unterschiede wie bei den akzessorischen Kernen. Es ist ganz überraschend, wie sehr hier diese letzteren jeweils das verkleinerte Abbild des Eikernes sind; wenn wir Fig. 14 und 20 vergleichen, leuchtet dies wohl jedermann ein, und angesichts einer solchen Aehnlichkeit ist es ganz unmöglich, sich der Ueberzeugung zu entziehen, daß die akzessorischen Kerne wirklich den morphologischen Wert von Kernen besitzen.

Es ist merkwürdig, daß in der Struktur der akzessorischen Kerne sich nicht erkennen läßt, ob sie allein in der Eizelle entstanden, oder in einer Nährzelle ihre Entwicklung begonnen hat, obwohl die Kerne beider Zellen so völlig verschiedenen Bau haben. Stets gleichen sie dem der Eizelle. Wir werden auf diese Erscheinung, wenn wir unsere gesamten Resultate vergleichen, noch zurückzukommen haben. Wir können aber schon jetzt den wichtigen Schluß ziehen, daß nicht genetische Beziehungen, sondern allein der Charakter des umgebenden Plasmas, mit dem der Kern in Stoffaustausch steht, dessen Struktur bedingt.

Genauer die Anteilnahme des Eikernes an der Kernchenbildung zu präzisieren, ist auch hier wieder mit Sicherheit nicht möglich. Es liegen in nächster Nähe der Kernmembran schon ziemlich große Brocken chromatischer Substanz, vielfach in Knospung begriffen, um die teils eine deutliche Vakuole mit Membran, teils nur erstere vorhanden ist, oder die auch gelegentlich unmittelbar dem Plasma eingelagert erscheinen. Man ist beim Anblick solcher Bilder verführt, sie direkt von ausgetretenen Nukleolen abzuleiten, aber das ist nicht zu beweisen und die Möglichkeit, daß sie erst im Plasma aus kleinen Partikeln ohne Vakuolenbildung heranwachsen, besteht natürlich auch (Fig. 19).

Die Chromosomenverhältnisse habe ich nicht genauer untersucht. Anfangs sind die Tetraden so deutlich, wie bei der erst be-

schriebenen Ichneumonide, später sind sie ohne weiteres nicht aufzufinden; ich halte es nach Befunden an anderen Objekten, über die noch berichtet werden wird, für möglich, daß sie in den großen „Nukleolus" eingehen, der von sehr wechselnder Gestalt, bald rundlich und frei im Kern schwebend, bald mehr kappenartig der Membran anliegend unter den kleineren hervorragt. Er gibt vielfach kleinere Nukleoli ab.

Auch hier dringen in älteren Eiern die akzessorischen Kerne bis in die Mitte des Plasmas ein, stets die typische Struktur aufweisend (Fig. 21). Von besonderem Interesse ist, daß es in der Weise geschieht, daß sie während des allmählichen Vorrückens des Dotters in das Ei sich zunächst stets an der inneren Grenze des Dotters halten und so schließlich in das Zentrum gelangen. Die auf solche Weise zeitweise kernchenarmen Randpartien füllen sich aber später auch wieder mit solchen. Die Degeneration verläuft teils unter Schrumpfung der allmählich hyperchromatischen Kernchen, teils aber, scheinbar mit Vorliebe mehr oberflächenwärts, in einer uns bisher nicht begegneten Weise, indem im Innern des Kernchens eine mächtige Dotterkugel auftritt. Der Prozeß scheint recht spontan vor sich zu gehen. Es vergrößert sich nicht etwa ein anfangs kleines Deutoplasmatröpfchen, sondern aus den beobachteten Zuständen muß man schließen, daß der gesamte flüssige Inhalt des Kernes eine gleichmäßige Aenderung erleidet, indem er viel stärker von Plasmafarben gefärbt wird; er scheint in einen festeren Zustand überzugehen und sein Volumen dabei etwas zu verringern, denn den Körper trennt, wenn er noch stärker färbbar ist, ein heller Spalt rund um oder teilweise von der Kernmembran. Auch an ihr kann sich noch eine dichtere schmale Zone niederschlagen. Das Liningerüst bleibt in der Kugel erhalten, die in ihrem färberischen Verhalten und ihrer Struktur völlig den umgebenden Kugeln im Plasma gleicht.

Die Nukleolen nehmen an dem Vorgang keinen Anteil. Aehnliches konnten wir schon bei Bombus beobachten. Ob sie manchmal in die Dotterkugel mit eingeschlossen werden, bin ich nicht sicher, in der Regel jedenfalls nicht; die deutoplasmatische Substanz bildet, wenn der wandständige Nukleolus groß ist, an dieser Stelle eine deutliche Grube.

Es ist keine vereinzelte Erscheinung, daß hier Stoffwechselprodukte, die normalerweise unter Anteilnahme des Kernes im

Plasma entstehen, in ihm auftreten; wir wissen dies von Glykogen, Fett und Pigment und kommen noch auf die Bedeutung dieser Vorkommnisse zurück.

Wie das Rhyssa-Ei, so enthält auch das von Trogus in jüngeren Zuständen äußerst zahlreiche, stark färbbare Einschlüsse, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist, mit denen ich mich allerdings auch nur wenig beschäftigte, nachdem es mir wahrscheinlich wurde, daß sie für die Entstehung der akzessorischen Kerne nicht in Betracht kommen. Es ist möglich, daß an ihrem Aufbau auch die Follikelzellen Anteil haben. Diese treten bei beiden Formen schon frühzeitig in lebhafte Tätigkeit, wie basale fädige Strukturen in ihnen und zu einer gewissen Zeit reichliche gekörnelte Substanz zwischen ihnen und der Eioberfläche beweisen. Natürlich müssen wir, nachdem wir die Trophonuklei teilweise als aus einem chromatischen Sekret der Nährzellen haben hervorgehen sehen, angesichts der bei den einzelnen Objekten mehr oder weniger lebhaften sekretorischen Tätigkeit des Follikels auch stets die Möglichkeit im Auge behalten, daß sich dieser in ähnlicher Weise betätigt. Einen zwingenden Hinweis darauf haben wir bis jetzt nirgends gefunden. Die bevorzugte Lage an der Eioberfläche könnte ja zu einer solchen Vermutung allein schon verlocken, aber wir haben sie stets als eine sekundäre erkannt und die jüngeren Stadien führten uns immer mehr in das Eiinnere hinein. Zudem habe ich basichromatisches Sekret in den Follikelzellen nie gefunden oder höchstens hie und da Spuren in Form kleinster Körnchen, nie aber irgendwie in einer Weise, die sie den Nährzellen vergleichen ließe. Ob ein Uebertritt geformter Substanz aus den Follikelzellen in das Ei in ähnlicher Weise möglich ist, wie es für die Wirbeltiere erwiesen ist (Russo, Retzius), ist nicht bekannt; eine der Zona radiata vergleichbare Struktur findet sich ja mehrfach. Der Vorgang scheint mir aber wenig wahrscheinlich, jedenfalls dominierten hier diosmotische Prozesse. Es bleibt dann nur die Möglichkeit eines spontanen Auftretens von Chromatingranulis an Ort und Stelle unter dem Einfluß und der Beteiligung eines morphologisch nicht kontrollierbaren Follikelsekretes, und es gibt Objekte, bei denen etwas derartiges nahegelegt wird.

Die Ichneumoniden besitzen Keimbahnkörper, von einigen sind sie unter der irrigen Bezeichnung „Dotterkern“ schon von Stuhlmann beschrieben worden. Sie entstehen ganz wie bei Cam-

ponotus, d. h. als Körnchenansammlung im relativ jungen Ei in einem hinteren Bezirk, der sich, allmählich reichlich durchsetzt, vom übrigen Plasma scharf abgrenzt. Zuletzt geschieht dies vorne. Hierauf verdichtet er sich noch etwas und wird ein grobvakuolisierter nahezu runder Körper.

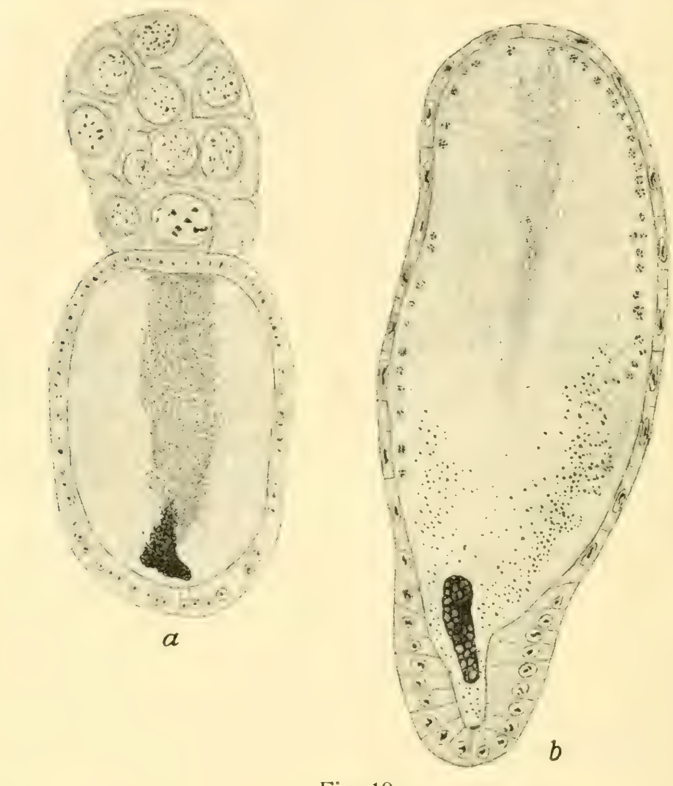


Fig. 19.

Bei einer anderen kleinen Ichneumonide, die ich aus Callimorpha dominula L. erhielt, aber nicht bestimmt wurde, entsteht der Keimbahnkörper ganz ähnlich (Textfig. 19). Aber dadurch, daß eine kontinuierliche Sekretstraße von den Nährzellen zu dem sich bildenden Körper führt, wird dessen Abhängigkeit von der Funktion derselben besonders deutlich. Eine solche Bahn finde ich zwar auch bei den übrigen Ichneumoniden, aber nicht so stark färbbar. Der Körper taucht also gewissermaßen am Boden eines Sackes auf. Bei diesem zuletzt herangezogenen Objekt wird er länglich wurst-

förmig und liegt in dem hier sich zapfenförmig verjüngenden hinteren Teil des kleinen Eies. Die akzessorischen Kerne bleiben hier auf eine lockere oberflächliche Schicht beschränkt; sie sind in Textfig. 19 b eingezeichnet.

Fassen wir wiederum kurz zusammen, was die Ichneumoniden uns bezüglich der akzessorischen Kerne gelehrt haben. Frühzeitig entsteht infolge einer sekretorischen Tätigkeit des Eikernes an einem Teil seiner Oberfläche eine spezifische Plasmazone, die vom übrigen Plasma durch eine distinkte, der Kernmembran sehr ähnliche Membran geschieden ist. Ihre Struktur unterscheidet sich von der des Kerngerüstes und des übrigen Plasmas, und ist bei Rhyssa der ersteren, bei Trogus der letzteren ähnlicher. Bei Trogus schwindet diese Zone ohne besondere Merkmale nach einiger Zeit wieder, bei Rhyssa aber treten in ihr chromatische Granula auf, die sich mit Vakuole und Membran umgeben und so zur Bildung junger akzessorischer Kerne führen. Diese wachsen heran, erhalten ein Kerngerüst und verdrängen die zwischen ihnen liegende Substanz nahezu. Die äußere Membran aber zwingt sie, flach zu bleiben. Diese Generation der akzessorischen Kerne ist der ersten um den Eikern auftretenden bei Ameisen und Wespen gleichzusetzen, nur daß hier die Anteilnahme des Eikerns an ihrer Bildung außer Zweifel steht. Ein direkter Austritt der Chromatinkörner aus diesem ist nicht zu beweisen. Merkwürdigerweise wird diese Generation, die bei Trogus überhaupt fehlt, wieder völlig rückgebildet. Vielleicht hängt dies mit der hemmenden Hülle zusammen und damit, daß — bei beiden Formen — entgegen allen Gewohnheiten der Eikern viel länger die Fähigkeit, zu wachsen, beibehält. Eine zweite Generation akzessorischer Kerne entsteht sicher zum mindesten in der Haupt-

sache aus chromatischem Nährzellsekret, bildet sich zunächst oberflächlich, durchsetzt aber später das gesamte Eiplasma. Im älteren Ei beteiligt sich auch der Eikern wieder (bei Trogus zum erstenmal) an der Kernchenbildung, er kommt also unter Umständen zu drei gesonderten Generationen; da er durch eine erste Generation in beiden Objekten nicht erschöpft wurde, sondern gewachsen ist und reichlich Nukleolenchromatin angesammelt hat, ist er hiezu im Gegensatz zu den bisher behandelten Objekten wohl befähigt.

Die Struktur der Eikerne ist in beiden Tieren eine sehr verschiedene. Die akzessorischen Kerne wiederholen diese im Kleinen jeweils überraschend getreu und bekunden sich so deutlich als wesensgleich mit dem Eikern. Bei Trogus besteht ein Weg zur Degeneration der Trophonuklei darin, daß durch Umwandlung des Kernsaftes und Kerngerüstes in ihrem Inneren ohne sichtliche Beteiligung der Nuklolen eine große Dotterkugel entsteht. Der Follikel ist bei den beiden Formen in lebhafter sekretorischer Funktion, ein direkter Anteil an dem Aufbau der akzessorischen Kerne läßt sich für ihn jedoch nicht erweisen.

Die bisher oft beobachtete Neigung der Tetraden, sich zusammenzuballen, ist bei Rhyssa nur in sehr beschränktem Maße wahrzunehmen. Bei Trogus dagegen sind sie vielleicht in einen großen nukleolenartigen Körper vereint. Das letztere ist bestimmt der Fall bei einer weiteren untersuchten Form, bei Alexeter inconspicuus Schmiedekn. Hier kommt es zu einer so extremen Verklumpung aller Tetraden zu einem scharf abgesetzten, relativ kleinen Körper, wie wir sie später noch bei einigen Blattwespen beobachten werden.

6. Tenthrediniden.

a) Tenthredo mesomelas L. (Taf. 8).

Die zuletzt beschriebenen Ichneumoniden stellen ein interessantes Zwischenglied dar zwischen dem Typus der Ameisen und dem nun zu behandelnden der Blattwespen, der wiederum innerhalb der Gruppe im hohen Maße einheitlich gestaltet ist. War bei den Ameisen die erste Generation der akzessorischen Kerne eine eng an den Eikern selbst angeschlossene und die zweite eine aus den Nährzellen stammende, so sahen wir, wie bei den Ichneumoniden diese erste wechselnd weitgehend unterdrückt wurde und die zweite von fremdem Ursprung zur ersten wurde. Die dem Eikern auf solche Weise bewahrte Energie konnte aus einem sonst fehlenden beträchtlichen Wachstum desselben erschlossen werden und sie wurde im älteren Ei sichtlich noch zur Erzeugung von akzessorischen Kernen verwendet. Bei den Blattwespen wird nun, soweit sie mir bekannt geworden sind, eine solche mehr oder weniger direkte Anteilnahme des Eikernes sehr verwischt, wenn auch durch manches wahrscheinlich gemacht. Die Trophonuklei entstehen in der schon so oft beobachteten Weise in erster Linie aus einem Nährzellsekret. Es fehlen also ganz die Bilder, in denen sich die kleinen Kernchen dicht um den Eikern drängen, es fehlt bei manchen Formen eine so auffällige Erschöpfung des Eikerns, dieser wächst vielmehr außerordentlich heran und entfaltet ansehnliche Nukleolarapparate.

Beginnen wir mit der Schilderung von Tenthredo mesomelas L. Von einem jungen Einährverband gibt Textfig. 20 eine Vorstellung. In den Nährzellen finden wir die gewohnten stark färbbaren Massen, die aber diesmal nicht als zahlreiche Tröpfchen dem Kern aufsitzen, wie wir es von Ichneumoniden, z. B. in Textfig. 18, abgebildet haben, sondern auf einen oder einige wenige größere rundliche oder ovale Körper vereinigt sind, die sich weniger der Kernmembran anschließen, sondern meist ganz frei liegen. Daß es sich aber um die gleichen Stoffe handelt, beweisen die darauf folgenden Stadien, auf denen



Fig. 20.

sie zahlreicher werden, sich dicht um den Kern gruppieren, um bald darauf auf seiner Oberfläche ganz ähnlich auseinanderzufließen, wie wir es schon früher gesehen haben (Textfig. 21). Es entsteht so ein Gitterkörbchen auf der Kernmembran mit dichten Knotenpunkten. Parallel geht die Vermehrung und Zerklüftung der Nukleolen.

Im Ei selbst treffen wir ähnliche Substanzen mehr in Kernnähe und sonst im Plasma, wie bei anderen Objekten; der Eikern führt einen stattlichen Nukleolus, zu dem sich in wenig älteren Eiern bald mehrere kleine Nukleolen gesellen. Die Tetraden sind lange Zeit deutlich erkennbar.

Mit dem weiteren Wachstum des Eies hält nun der Eikern noch lange Zeit Schritt, das Ei in Fig. 1, Taf. 8 ist bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, wie das der Textfig. 20. Der Unterschied in den Größenverhältnissen bei Ameisen, Bienen, Wespen, Hummeln und dem hier vorliegenden Objekt ist also ein ganz enormer. Die

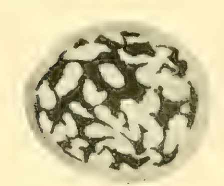


Fig. 21.

Vermehrung der Nukleolen an Zahl und Größe hält aber mit dem Kernwachstum Schritt. Das Schicksal der Chromosomen stellt sich an den wenigen vorhandenen Präparaten nicht recht klar dar, die im Nachstehenden beschriebenen Objekte werden diese Lücke aber ausfüllen. Die kleineren Nukleolen sind viel zahlreicher geworden und haben sich vor allem unter der Kernmembran angesammelt, sie sind aber auch gewachsen; ihre Struktur ist eine sehr wechselnde, indem sie bald schaumig gebaut sind, bald innen schwach färbbar und mit einer stark färbbaren Rinde überzogen sind, bald, besonders soweit sie kleiner sind, sich einheitlich intensiv färben. Mehrfach erkennt man, daß sie die Fähigkeit besitzen, kleine Nukleolenknospen abzugeben. Der zentrale Nukleolus ist ebenfalls gewachsen, hat im Inneren viele Vakuolen getrieben und schnürt auf mannigfache Weise Tochternukleoli an seiner Oberfläche ab.

Im Plasma treten erst zu dieser Zeit die ersten Anzeichen der akzessorischen Kerne auf; man vergleiche damit ein junges Ameisenei! Sie bestehen in safraninophilen Tröpfchen und Körnchen, die besonders zahlreich vorne quer im Ei auftreten, vereinzelt auch seitlich und mehr in der Mitte des Eies. Sie zögern lange, sich in der gewohnten Weise mit Vakuolen zu umgeben, können vielmehr

ohne diese beträchtlich heranwachsen. Dabei lassen sie aber durch ihren Bau ihre wahre Natur unschwer erkennen. Sie treten nämlich

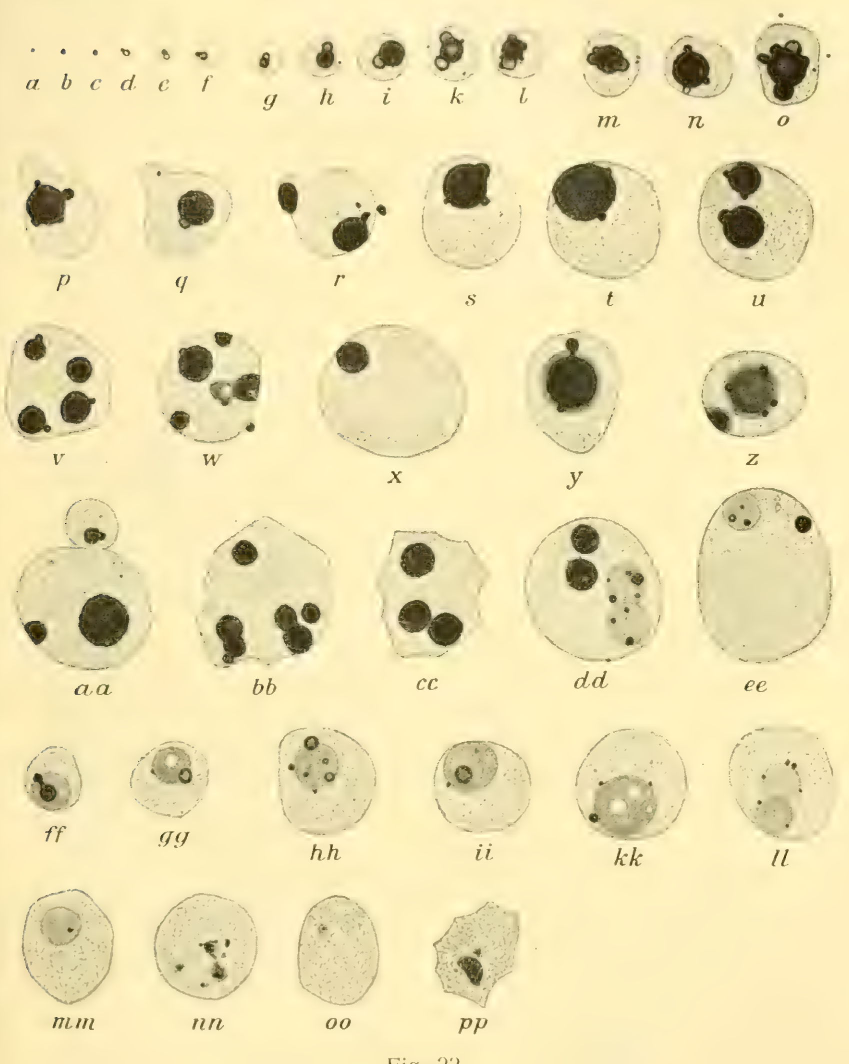


Fig. 22.

frühe schon nicht als homogeneGebilde auf, wie stets bisher, sondern stellen vielfach kleinste Ringchen dar, d. h. sind im Zentrum schwächer färbbar und bekommen kleine Knospen. In Textfig. 22 und 23 finden sich die mannigfachen Zustände der akzessorischen Kerne

dieses Tieres wiedergegeben. Das gewöhnliche Verhalten stellt Fig. 22 a—e dar, wie aber die Vakuolen- und Membranbildung hinausgeschoben werden kann, lehrt Fig. 23 a—i. An mehreren Stellen können an dem ursprünglichen heranwachsenden Korn gleichzeitig recht stattliche Knospen getrieben werden. Tritt dann die Vakuole auf, so ist sie nicht gleich entsprechend größer, sondern liegt dem Körper, den wir nun als Nukleolus bezeichnen können, recht eng an. Auch in der Membran geht der Knospungsvorgang lebhaft weiter und führt ebenfalls zur Vermehrung der Nukleoli; auch die Knospen sind wie oft im Innern schwach färbbar. Da noch ein beträchtliches Anwachsen des Nukleolarapparates dazu kommt und ein sehr gleichmäßig gebautes rein plasmatisch sich färbendes Liningerüst sich einstellt, wird die Aehnlichkeit der akzessorischen Kerne mit dem Eikern wiederum eine ganz erstaunliche. Man

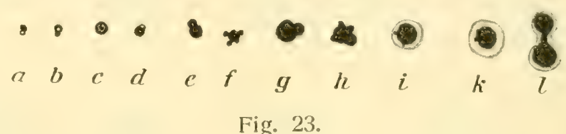


Fig. 23.

vergleiche etwa, um sich hievon zu überzeugen, Textfig. 22 o mit Fig. 3 auf Taf. 8!

Weiterhin erhellt hier wieder mit aller Deutlichkeit, daß jene safraninophilen Granula, die zunächst nackt im Plasma liegen, unmittelbar zu den Nukleolen der akzessorischen Kerne werden und nicht etwa, was ja auch möglich wäre, aufquellen und im Inneren einen Nukleolus entfalten, so daß ihre ursprüngliche äußere Kontur der Kernmembran entspräche.

Die Frage, wo nun diese chromatischen Ausgangsmaterialien herstammen, scheint mir wieder dahin beantwortet werden zu können, daß sie durch den Nährzapfen in das Ei aus den Nährzellen einwandern; dort finden sie sich in gleicher Größe, ebenfalls nicht selten in der typischen Ringchenform, und auch in dem Verbindungsplasma beider Zellsorten sind sie leicht anzutreffen. Ein Zusammenhang mit den auch hier ursprünglich im Eiplasma vorhandenen Granulis ist nicht erkennbar, eine Abgabe von peripheren Eikernnukleolen aber, besonders in der Folge noch, recht wohl möglich, da diese, wie wir sehen werden, allmählich fast ganz schwinden; den direkten Nachweis hiefür kann ich jedoch nicht erbringen.

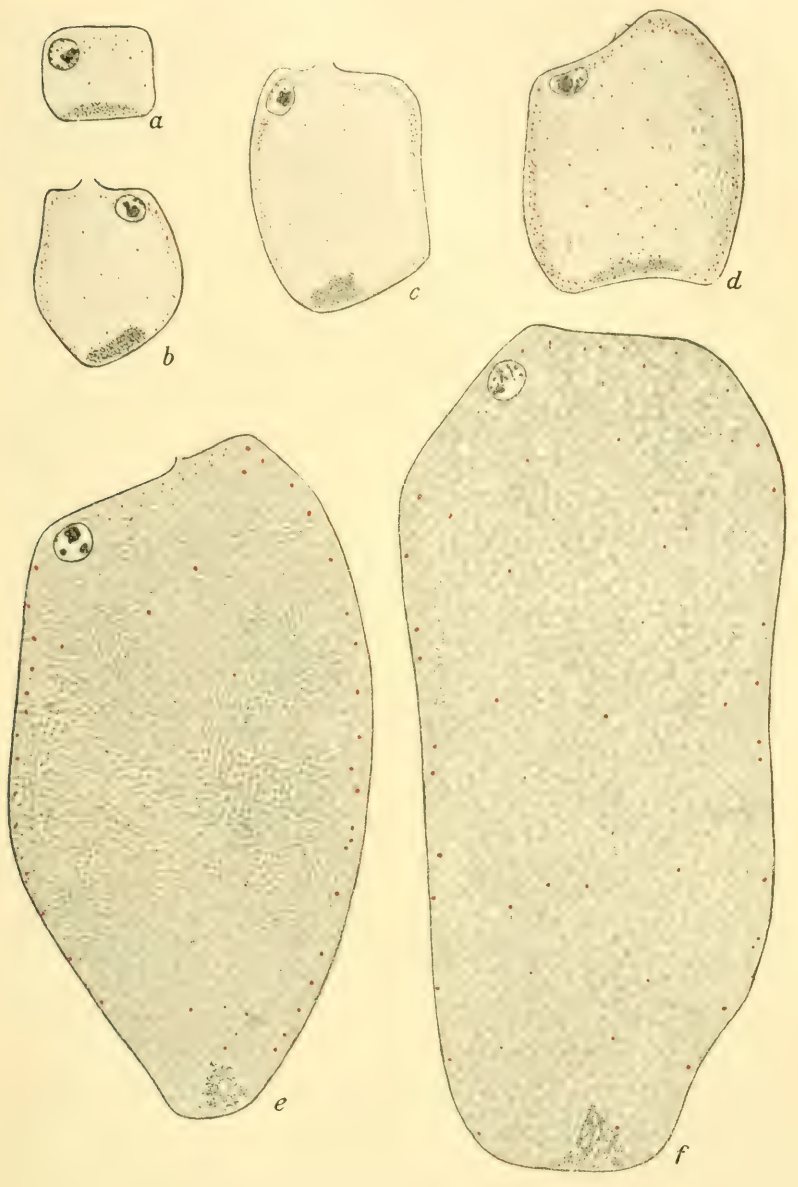


Fig. 24.

Ein wesentliches Moment wird weiterhin die frühzeitige Vermehrungsfähigkeit der Granula noch vor der Membranbildung innerhalb des Eies darstellen. Ob auf sie allein das Vorhandensein so vieler

sehr kleiner Kernanlagen z. B. in Fig. 5 zurückzuführen ist oder auch eine Neubildung an dieser Stelle anzunehmen ist, wie bei anderen Tenthrediniden, bleibt eine nicht entscheidbare Frage.

Aus Fig. 1 in Taf. 8 ist weiterhin noch das Vorhandensein einer weiteren spezifischen Substanz im Plasma zu entnehmen. Am hinteren Pol treffen wir, fast die ganze Breitseite einnehmend, eine Wolke von feinen Granulis. Wir können sie durch die ganze weitere Eibildung hindurch verfolgen, wie Textfig. 24 ergibt. Auf dieser Figur sind bei schwächerer Vergrößerung die weiteren Entwicklungsphasen des Eies dargestellt, um neben dieser polaren Bildung die ungefähren topographischen Beziehungen der Trophonuklei zu zeigen und über das Alter der Eier zu orientieren, denen die Ausschnitte der Taf. 8 entnommen sind. Ich dachte ursprünglich, den Detailbildern solche Uebersichtsbilder beizugeben, die die Orientierung zweifellos würden erleichtert haben, habe aber dann ob der damit verbundenen größeren Belastung der Untersuchung mit Figuren davon abgesehen. Diese Granula drängen sich später dichter zusammen und infiltrieren das Eiplasma derart, daß eine Art Schwammstruktur entsteht, ein kegelförmiges Gebilde erhebt sich dann mit der Spitze gegen das Eiinnere.

Wir gehen in der Deutung kaum fehl, wenn wir in ihm ein Analogon zu dem Körper sehen, den wir an gleicher Stelle im Camponotus- und Ichneumonidenei gefunden haben, also die Substanz als die Keimbahn begleitend ansehen. Entwicklungsgeschichtliche Stützen stehen allerdings zunächst für diese Deutung noch aus. Wir werden in der Folge noch zu zeigen haben, daß auch andere Blattwespen ihn besitzen; bisher ist er für diese Insektengruppe unbekannt geblieben. Die Entstehungsweise zeigt ja auch große Aehnlichkeit mit der bei Camponotus und Ichneumoniden. Wir haben sie dort für einen streng in seiner Wirkung lokal und zeitlich fixierten Sekretionsvorgang der Nährzellen erklärt, hier liegt offenbar das gleiche vor; die Granula stauen sich dort, wo wir schon oft Nährzellderivate, auch Fett bei Bombus, haben sich ansammeln sehen und fallen so aus rein mechanischen Gründen örtlich zusammen mit dem mehrfach hier beschriebenen Entstehungsherd der Trophonuklei. Nur tritt die schwammige Struktur bei Camponotus und Ichneumoniden sogleich auf, während sie hier die Folge einer sekundären Lagerung dieser Granula ist.

Die bevorzugte Lage der Trophonuklei ist auch weiterhin die

oberflächliche. Anfangs liegen sie hier dichter beisammen und oft mehrere hintereinander, später immer lockerer, bis in alten Eiern nur hin und wieder ein Kernchen an der Oberfläche liegt, einige wenige allerdings auch in die Tiefe des Dotters eingesunken sind. Die Vermehrung der Kernchen hält hier also sichtlich nicht Schritt mit dem Wachstum des Eies. Der Vergleich der Figuren auf Textfig. 23 wird das bereits lehren, einige Einzelheiten fügen die Bilder Taf. 8, Fig. 2—9 noch hinzu. Aus ihnen ist zunächst noch die auffällige Tatsache zu entnehmen, daß noch ziemlich alte Eier viele Trophonukleianlagen ohne Vakuolen haben. Sehr zahlreich sind sie zunächst noch auf dem der Fig. 1 folgenden Stadium (Fig. 2 und 3, die entsprechen Textfig. 24 b und c). Da zu dieser Zeit die Zahl der Randnukleolen im Eikern bereits nachläßt und die jungen, Vakuolen entbehrenden Nukleoli der akzessorischen Kerne sichtlich besonders in der Umgebung des Eikernes sich finden, wird dieser Entstehungsherd besonders nahegelegt. Auch die typisch entwickelten Körnchen findet man zu dieser Zeit bereits nicht selten in Knospung (Fig. 3).

Aber auch auf einer noch älteren Stufe (Textfig. 24, Fig. d) ist das gleiche zu beobachten, Fig. 4 und 5 gehören ihr an (wobei Fig. 5 rechts an Fig. 4 unmittelbar anschließend zu denken ist.) Man erkennt, wie enorm jetzt die Nukleolen in den Trophonuklei heranwachsen. Zu dieser Zeit entsteht vorne und an den Seiten bereits Dotter im Ei, hinten, wo die Keimbahnsubstanz liegt, jedoch nicht. Auch die Trophonuklei meiden diesen letzteren Bereich, über demselben aber findet man einige ohne Membran, ebenso im Innern zerstreut, klein an Gestalt, aber hie und da in Knospung. Das Vorhandensein so junger Zustände im Eiinnern, das in jüngeren Eiern übrigens auch schon angebahnt wurde, spricht wiederum gegen die Vermutung, es möchte der Follikel bei ihrer Entstehung eine Rolle spielen.

Später werden die Kernchen besonders nach hinten zu spärlicher (Textfig. 24 e und f). Fig. 6 und 7 gehören zu einem Ei (dem der Textfig. 24 e), Fig. 7 ist einer vorderen Seitenregion entnommen, wo die Kernchen stellenweise noch etwas zahlreicher sind. Auch jetzt sind, wie aus der Fig. 7 hervorgeht, noch zahlreiche junge Trophonuklei ohne Vakuolen besonders vorne quer vorhanden. Die Trophonuklei im Eiinnern sind meist nur klein. Zum Teil schon jetzt, vor allem aber in noch älteren Eiern, ist nun zu beobachten, daß

die großen Nukleolen der Kernchen sich rascher entfärben als bisher, sie verlieren, soweit aus den allein vorliegenden Heidenhain-Präparaten geschlossen werden darf, offenbar ihren Gehalt an Chromatin und werden zu Plastinnukleolen, denen nur einige größere oder auch sehr kleine Chromatingranula aufsitzen oder eingelagert sind. Fig. 8 zeigt solche aus dem Ei, das in der Textfig. 24 f wiedergegeben ist, und die Textfig. 22 führt noch als Ergänzung eine ganze Reihe von Varianten dieses Zustandes vor. Der ursprünglich einzige Nukleolus der Kernchen hat sich in vielen Fällen so vermehrt, daß zwei, drei, vier und mehr immer noch recht ansehnliche Nukleolen sich in einem Trophonukleus finden (r, u, v, w, bb, cc). Diese entfärben sich dann in älteren Eiern gleichzeitig (ll) oder verschieden schnell (dd). Die im allgemeinen rundliche Gestalt kann unter dem Zwang der dicht gedrängten Dotterkugeln einer eckigen weichen (bb, pp); bezüglich sonstiger kleiner Abweichungen verweise ich auf die Textfig. 22; sie ließe sich unschwer noch erweitern.

Interessanterweise erleidet der Nukleolarapparat des Eikernes zur gleichen Zeit ganz analoge Veränderungen. Er hatte sich während der ganzen Dotterbildungsperiode wenig verändert, auch das Wachstum des Kernes ist ja schon etwa vom Stadium der Fig. 1 an (Taf. 8) nahezu ganz eingestellt worden. Die Gestalt des primären Nukleolus hat sich allmählich soweit vereinfacht, als die größeren Knospenkomplexe sich von ihm lösten und er so wieder zu einem im großen und ganzen runden Gebilde wurde, das allerdings immer noch viele Blasen an seiner Oberfläche treibt und im Inneren große Vakuolen führt. Die Randnukleolen werden, wie schon erwähnt, allmählich weniger, dafür treten aber in den Kernen älterer Eier neben dem Primärnukleolus noch einige, zwar kleinere, aber immer noch recht beträchtliche Knospungsherde auf (Fig. 4, 6). Dies und die daneben gehende langsame Erschöpfung des Primärnukleolus führt endlich zu wesentlich anders aussehenden Kernbildern in den alten Eiern (Fig. 8, 9). Mehrere große Nukleolen verblassen allmählich, zahlreiche wechselnd große chromatische Kappen sitzen ihnen aber noch auf. Die Randnukleolen sind dann ganz geschwunden. Der so beträchtlich gewachsene Kern tritt so ebenfalls schließlich, wenn auch recht spät, in einen Erschöpfungszustand ein, der dem bei Ameisen usw. so früh eintretenden zu vergleichen ist. Dort haben wir dies mit dem Auftreten der Trophonuklei um den Eikern in Zusammenhang gebracht und zeitlich stimmte dies auch mit dem

Schwund der Nukleolarsubstanz aufs beste überein. Hier finden sich zwar keine solchen ausgesprochenen Ansammlungen um den Eikern, hegen wir aber aus vergleichenden Gründen die Vermutung, daß die Nukleolen zu dem nämlichen Zweck verbraucht werden, so stimmt hiezu das noch so lange in diesen Eiern zu konstatierende Auftreten junger, Vakuolen entbehrender Trophonuklei in Eikernnähe.

Vergleichen wir aber jetzt das Schicksal der Trophonuklei mit dem des Eikerns, so muß die große Aehnlichkeit auffallen. Auf die der Größenverhältnisse von Nukleolen und Kernchen, auf die gleichen Nukleolenvermehrungsbilder, die Struktur des Linins haben wir schon aufmerksam gemacht. Dazu kommt nun noch, daß später vielfach mehrere ziemlich gleich große Nukleolen den Kernraum erfüllen und daß die Nukleolarsubstanz die Färbbarkeit ganz in gleicher Weise bis auf oberflächlich aufsitzende Chromatinreste verliert. Man vergleiche nochmals Textfig. 22 o mit Fig. 3, Taf. 8; Fig. w mit Fig. 8; Fig. dd, kk, ll mit Fig. 9.

Die endliche Degeneration der Trophonuklei geht unter völligem Schwund der Nukleolarsubstanz vor sich (Textfig. 22, mm—pp). Die Plastinnukleolen lösen sich auf, die chromatischen Partikelchen sind dabei widerstandsfähiger und bleiben unter Umständen allein übrig. Ob die Membran zum Schluß gelöst wird und das Linin resorbiert wird, oder ob der gesamte Körper in ein Dotterbläschen übergeht, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls darf das Bild eines Trophonukleus mit verblaßtem großem Nukleolus nicht verwechselt werden mit solchen Kernchen, in denen neben den Nukleolen infolge einer Veränderung von Linin und Enchylem eine große Dotterkugel entsteht, wie ich es bei Trogus beschrieben habe (Taf. 7, 22—25).

Auch in diesem Punkt gleichen also die Trophonuklei dem eigentlichen Eikern, dessen Nukleolen natürlich bei Ausbildung der Reifespindel auch der völligen Auflösung verfallen müssen.

Zusammenfassend können wir feststellen: Tenthredo mesomelas L. besitzt ein beträchtlich gesteigertes Kernwachstum und stapelt große Mengen an Nukleolenchromatin auf. Im Laufe der Eibildung erschöpfen sich diese jedoch auch hier in hohem Grade, wobei große achromatische Restnukleolen zum Vorschein kommen. Eine scharf geschiedene Generation von Tropho-

nuklei, die dicht um den Eikern gedrängt ist, fehlt hier, die erste Entstehung derselben ist in erster Linie auf Nährzellchromatin zurückzuführen. Daß daneben eine Beteiligung des Kernes ständig hergeht, ist angesichts seiner Nukleolenverhältnisse recht wahrscheinlich. Die Struktur und die Schicksale der Trophonuklei gleichen außerordentlich denen des Eikernes.

b) Tenthredo albicornis F. (Taf. 9, Fig. 9—29).

Da wir bei der im Vorangehenden beschriebenen Tenthredo-Art keine genauen Angaben über das Verhalten der Chromosomen machen konnten, sei dies hier an einer verwandten Form (Tenthredo albicornis F.) nachgeholt. Es folgt zunächst eine Beschreibung der wechselnden Eikernstruktur, losgelöst von den Verhältnissen im Plasma. Wenn auch im ganzen die Entfaltung der nukleolären Strukturen eine bescheidenere ist als bei Tenthredo mesomelas L., so dürfen wir doch annehmen, daß die Verhältnisse im wesentlichen gleich liegen. Der jugendliche Eikern enthält die Tetraden nach Aufgabe der polaren Orientierung wirr verteilt, nur die Kernmembran wird offenbar von ihnen gemieden, einen größeren, undeutlich schaumig gebauten Primärnukleolus und einen kleineren Nukleolus (auf diesem Stadium ist das Ei etwa dreimal so breit und zweimal so lang wie der Eikern). Gleich darauf beginnen die Tetraden kleine Abschmelzungsnukleolen zu bilden, die ihnen an vielen Stellen aufsitzen (Fig. 10. Die Figur enthält nur einen Teil der im Kern vorhandenen Chromosomen). Diese kleinen Nukleoli werden langsam größer, ohne daß sie den Primärnukleolus zunächst erreichen. Dann aber folgt ein Stadium, auf dem er — bei Eisenhämatoxylinpräparaten wenigstens — vorübergehend nicht von den später entstandenen Nukleolen zu unterscheiden ist, denn einige von diesen erreichen eine beträchtliche Größe (Fig. 12, 13). Daneben aber sind noch eine Menge kleiner und kleinster Nukleoli im Kern zerstreut, längst nicht mehr alle den Chromosomen anliegend; sie entstehen und wachsen wohl auch selbständig, denn Safranin-Lichtgrünpräparate zeigen, daß sie sich chromatisch färben, während die Chromosomen schon lange eine Affinität zu den sauren Plasmafarben bekommen haben (Fig. 22, 23). In solchen Präparaten kann man auch den Primärnukleolus

stets erkennen, da er sich vorwiegend ebenfalls plasmatisch färbt, und ihm nur kleinere chromatische Kugeln eingelagert sind, während die sekudären Nukleolen rein chromatisch sind.

Allmählich wird er aber auch bei Eisenhämatoyxlinfärbung wieder faßbar, da er noch mehr aufquillt, nun im Innern eine flüssigkeitsreiche wabige Struktur zeigt, die die Farbe nicht mehr festhält, und so die randständigen verschieden großen Chromatinnukleolen in ihm deutlich werden (Fig. 14).

Während dieser ganzen Zeit sind die Chromosomen immer leicht aufzufinden. Sie haben aber ihre Lage geändert; immer mehr neigten sie dazu, nach dem Kerninneren zu drängen und sich innig zu verflechten. Die Fig. 11, 12, 13, 14 geben einige Etappen auf diesem Wege wieder; in der letzteren ist schon ein recht dichter, im Inneren etwas lockerer, aber noch unregelmäßiger Knäuel vorhanden. Auf diesen folgt rasch — die Eier, denen Fig. 13, 14, 15 entnommen sind, sind fast gleich groß — ein Zustand noch stärkerer Kontraktion, bei dem die Chromosomen sichtlich ihren Festigkeitsgrad verändern, denn sie fließen nun so zusammen, daß von isolierten, nur verwirrten Tetraden nicht mehr gesprochen werden kann, sondern von einem schaumig oder fädig aufgebauten, ziemlich rundlichen „Nukleolus". Entsprechend der Reaktion der Chromosomen färbt er sich plasmatisch (Fig. 24). Oft ist er durch einen feinen Faden, der von einem der chromatischen Komponenten des Primärnukleolus ausgeht, mit diesem verbunden (Fig. 14, 15). Er wird aus einer früheren Verklebung einer Tetrade mit demselben zu erklären sein. Später reißt er stets. Die Chromosomen stellen sich oft als deutliche Körnchenketten dar.

Wir müssen also jetzt in das schon von Anfang an vorhandene Liningerüst eingelagert unterscheiden: den einen „Chromosomennukleolus", den großen Primärnukleolus und viele sekundäre Nukleolen. Da diese immer noch eine gewisse Vorliebe für die Nähe der Tetraden hatten (vgl. Fig. 14), so werden bei der endgültigen Verklumpung derselben einige von ihnen in die Maschen des Klumpens eingeschlossen, während die meisten eine Tendenz erhalten, sich von dem neuen Körper weg in den Raum des Kernes zu bewegen (Fig. 15 zeigt dies sehr schön). Auch diese einbezogenen werden aber während des weiteren Kernwachstums großenteils frei; wenigstens enthalten ältere „Chromosomennukleoli" nur spärliche Reste (Fig. 24, 16, 17, 18, 19, 20), die häufig keine ausgesprochen chroma-

tische Reaktion aufwiesen, sondern eine Mischfärbung oder gar Plasmafärbung annahmen. Die Chromatinnukleolen verteilen sich nun also im Kern gleichmäßig; da anfänglich vertretene Größen jetzt fehlen, müssen wir annehmen, daß sie zum Teil in kleinere zerfallen sind. ,,Chromosomennukleolus" und Primärnukleolus liegen zunächst mit Vorliebe noch nahe beisammen, später rücken sie mehr voneinander.

Fig. 17 gehört einem Ei an, das etwa viermal so lang ist als der Kern im Durchmesser mißt. Aus ihr ergibt sich, daß der Primärnukleolus noch zu wachsen imstande ist und daß die Chromatineinlagerungen dabei Schritt halten, eine solche Kugel überragt alle anderen. Das Gleiche gilt für die sekundären Chromatinnukleoli. Vergleicht man ein älteres Ei, so deckt sich der Anblick schlecht mit diesem. Wohl ist unverändert der ,,Chromosomennukleolus" vorhanden und eine Anzahl sekundärer Chromatinnukleolen, aber an Stelle des kompliziert gebauten Primärnukleolus treffen wir eine kleinere, fein wabig gebaute Chromatinkugel (Fig. 19). Die Erklärung besteht darin, daß plötzlich der Primärnukleolus platzt, nachdem eine kurz vorhergehende energische Flüssigkeitsaufnahme durch das Auftreten größerer Vakuolen sich bekundet hat, und der plasmatisch reagierende Teil in dem Linin des Kernes völlig aufgeht. Nur vorübergehend grenzt er sich gegen dasselbe undeutlich ab (Fig. 17, die nach einem Delafield-Präparat gezeichnet ist und so wiederum die Chromatinnatur der Nukleolen erhärtet; der ,,Chromosomennukleolus" hat hier keine reine Färbung ergeben, der Kern mußte aber doch gezeichnet werden, da naturgemäß dieses rasch vorübergehende Stadium sehr schwer aufzufinden ist). Die chromatischen Teile aber werden so frei, die kleineren lassen sich von den schon ursprünglich freien Nukleolen nicht mehr unterscheiden, der größte aber ist durch sein beträchtliches Volumen noch erkennbar.

Das Kernbild ist so um einen Grad vereinfacht worden und wird es in der Folge — im dotterreichen Ei — noch mehr. Denn der deutliche Größenunterschied unter den Chromatinnukleolen schwindet allmählich, sie nehmen, nachdem sie zum Teil erst noch etwas gewachsen sind — an Größe und Zahl ab und die Struktur des Chromosomennukleolus wird noch unscheinbarer. Es erwacht aufs neue die Tendenz, sich zu kondensieren, der Teil, in den wir die Chromosomen hineinverlegen müssen, wird noch kleiner und dichter, wenn auch immer noch Vakuolen zu erkennen sind, und wird

von einer ziemlich breiten, homogenen, auch plasmatisch färbbaren Rinde umgeben, so daß das ganze Gebilde seine ursprüngliche Größe behält (Fig. 21). Würde man die Geschichte des Körpers nicht kennen, so käme man sicher nicht auf den Gedanken, in ihm nach den Erbträgern des Tieres zu suchen, sondern würde glauben, es mit einem vielleicht nur teilweise entfärbten Nukleolus zu tun zu haben. Aber auch Uebergänge zwischen Fig. 20 und 21 mit allmählich sich verbreiternder Ringschicht sind vielfach vorhanden.

Diese enorme Ballung der Tetraden zu einer kleinen Kugel darf uns nicht sehr überraschen. Mehr oder weniger weitgehend sind wir ihr schon öfters begegnet, besonders stark war sie auch bei Alexeter. Aehnliche Angaben bestehen bereits mehrfach in der Literatur, zum Teil müssen wir sie allerdings als irrige ausschalten, da sie auf Verwechslungen mit Einukleolen beruhen, andere wieder beschreiben zwar auch eine weitgehende Verklebung und Isolation der Chromosomen im Eikern, aber sie bleibt doch auf einem früheren Zustand stehen.

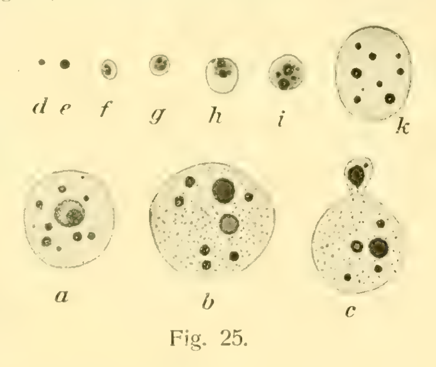


Fig. 25.

Im allgemeinen Teil werden wir im Abschnitt über Chromosomen und Nukleolen während des Eiwachstums auf diese Angaben zurückkommen und sie vergleichen. Leider besitze ich keine Stadien der ersten Spindelanlage in diesem Kern. Es wäre interessant, genauer verfolgen zu können, wie nun aus diesem völlig chromatinfreien kleinen Körper die Tetraden sich wieder entfalten. Daß sie dies tun, kann kein Zweifel sein, für Andrena haben wir ja unter ähnlichen Umständen einige Bilder geben können. Man darf vermuten, daß die Kugel sich lockert, gegen das Plasma nur unscharf sich abgrenzt und in dieser Basis die Tetradenzüge wieder chromatisch zum Vorschein kommen.

Ueber die akzessorischen Kerne des Objekts, die stets oberflächlich bleiben, ist nicht viel zu sagen. Sie entstehen auch hier ziemlich spät, ohne sichtbare Beteiligung des Kernes. Ihr Bau wiederholt wieder recht genau die Struktur des Eikernes, indem eine größere Zahl Chromatinnukleoli einem blassen Gerüst eingelagert ist. Wie aber dies im Eikern, besonders in älteren Eiern, meist mit feinen Granulis

bestreut wird, erscheinen auch im akzessorischen Kern der betreffenden Zelle zahlreiche kleine Granula (Textfig. 25 a, b, c). Einer der Nukleolen pflegt, dem Primärnukleolus im Eikern vergleichbar, besonders aufzuquellen und dann im Innern einen chromatischen Tropfen zu führen (a). Knospung ist häufig; sie beginnt mit einer breiten lappigen Vorstülpung des Kernes, die dann an der Basis scharf eingeschnürt wird. Textfig. 25 c stellt also ein Endstadium dar. Stets gelangen in die Knospe Nukleoli. Bei ihrer ersten Entstehung hat es den Anschein, wie wenn das beträchtliche Chromatinkorn, das mit einer Vakuole umgeben wird, zunächst wächst und sich derart lockert, daß zwei kleinere Nukleoli auftauchen, die von einer blasseren Masse zusammengehalten werden, die dann weiter verquillt und am Aufbau des Liningerüstes Anteil nimmt (d, e, f, g).

Ein Keimbahnkörper ist ähnlich wie bei Tenthredo mesomelas L. vorhanden, nur entsteht er viel später.

c) Allantus (Taf. 9, Fig. 1—8).

Die Allantus-Arten, die ich untersuchte, zeigten im Verhalten ihrer Chromosomen während des Eiwachstums im Prinzip das gleiche, in den Einzelheiten erscheinen sie jedoch komplizierter. Ich habe mehrere Arten untersucht, darunter Allantus scrophulariae L. und Allantus arcuatus Forst. Der letzteren gehören wahrscheinlich die Kerne an, die Taf. 9 (Fig. 1—8) wiedergibt, ich bin dessen jedoch nicht ganz sicher, da sich unter meinen so bezeichneten Ovarien einige finden, deren Nukleolarapparat etwas abweicht, so daß es möglich wäre, daß aus Versehen zwei nahestehende Arten bei der Konservierung vereinigt worden sind. Diesen Bildern ist zu entnehmen, daß ganz ähnlich wie bei Tenthredo albicornis L. sich die Tetraden frühzeitig in der Mitte zusammenballen und — als solche nicht mehr erkennbar — an vielen Stellen gerüstartig miteinander verschmelzen (Fig. 1—4). Dabei grenzen sie sich immer schärfer gegen das umgebende Kerngerüst ab und der von ihnen eingeschlossene Teil verändert seine Beschaffenheit, indem er dichter gebaut und etwas stärker färbbar erscheint. Zunächst haben wir, wie bei Tenthredo albicornis L., einen einzigen Nukleolus, dem bald mehrere verschieden große an die Seite treten. Auch hier sind zunächst topographische Beziehungen zu den Chromosomen vorhanden. Bald aber tritt eine reinliche Scheidung zwischen beiden Kernbestand-

teilen ein; sobald die Chromosomen sich mehr zusammenballen, erscheint ein großer etwa nierenförmiger Körper neben ihnen (Fig. 3 und 4), während sich im Chromosomenklumpen anfangs noch mehrere, bald aber nur wenige und sehr kleine Nukleoli finden. Dieser Zustand ist völlig vergleichbar mit dem für T. albicornis in Fig. 14 und 15 auf der gleichen Tafel wiedergegebenen. Auch bei jenem Tier haben wir beobachten können, daß nach und nach die mit den Chromosomen eingeschlossenen Nukleoli austreten, einige kleine aber noch sehr lange sich bei ihnen finden. Auch bei Allantus spec. nimmt das Chromosomengitter nur die Oberfläche des merkwürdigen Körpers ein; während aber bei T. albicornis L. dieser nun keine wesentliche Tätigkeit mehr entfaltete, sondern immer mehr zusammenschrumpfte, stellt er hier, bevor er einem gleichen Schicksal anheimfällt, noch einen Bildungsherd für mindestens zweierlei Kernbestandteile dar. Denn einmal treten nun, anfangs spärlich, dann sehr zahlreich, intensiv färbbare Kappen auf dem Chromosomenballen auf, derart, daß sie untereinander durch ebenso färbbare Fäden, die Chromosomenreste, verknüpft werden, und ferner findet man jetzt kleine, sehr an Kernchen erinnernde Bläschen von den Chromosomenmaschen rundum eingeschlossen oder auch im feinschaumigen Innern liegend.

Das erste Auftauchen beider Dinge geben Fig. 5 a und 5 b wieder, zwei Schnitte durch ein und denselben Kern. Das Ei, dem dieser entstammt, ist noch vor der Dotterbildung, die akzessorischen Kerne aber sind bereits rundum im Ei vorhanden. Wie diese Bläschen dann anschwellen können, zeigt Fig. 6 a und b an Kernen, die nicht viel älter sind. Sie erscheinen grobschaumig mit einem oder die größeren mit einigen stark färbbaren Körnchen. Wir glauben nicht fehl zu gehen, wenn wir diese Bläschen auf die kleinen Nukleoli zurückführen, die sich vorher als allein besonders geformte Substanz im Innern des Chromosomenkonglomerats fanden. Wir müssen sie dann als plötzlich unter Flüssigkeitsaufnahme gewaltig angeschwollene, ursprünglich rein chromatische Nukleoli ansehen; weil hiebei einige kleine chromatische Nukleoli im Innern beibehalten werden, steigert sich noch der kernchenähnliche Habitus und wir werden sogleich an ähnliche Vorgänge in Nährzellkernen erinnert, die wir früher kennen gelernt haben und bei denen wir nicht zögerten, von einer Bildung trophischer Kerne im Kern zu sprechen. Die vorliegende Erscheinung möchten wir ähnlich deuten.

Die Gebilde bleiben aber nicht im Chromosomenkonglomerat eingeschlossen, sondern treten aus diesem in das Liningerüst über. Schon die Fig. 5 a legt diesen Vorgang für das eine nur noch in einer Nische liegende Bläschen nahe; gleich darauf aber findet man sie vielfach völlig ausgewandert. Einige kleinste Nukleolen, die von Anfang an noch im Liningerüst zerstreut waren und gerne unter der Kernmembran lagen, finden sich auch jetzt noch neben diesen Bläschen vor. Während dieser Periode der Aussendung schwillt der Chromosomenkörper etwas an, die Chromosomenfäden sind meist sehr deutlich zu erkennen, nie eine Andeutung von einer Längsspaltung verratend (Fig. 6 b).

Kurz vor der Dotterbildung hat der Eikern das in den drei Schnitten Fig. 7 a, b, c wiedergegebene Aussehen. Der Chromosomenkörper ist noch immer reich mit den rundlichen und ovalen Schollen oberflächlich besetzt; im Inneren finden sich immer noch zwei kernähnliche Bläschen. Während der nun aber einsetzenden Dotterbildung gehen diese hier ganz verloren und der Körper schrumpft überhaupt so sehr zusammen, daß man über dem großen schaumigen Nukleolus das unscheinbare Gebilde, das aus ihm hervorgeht, leicht übersehen kann (Fig. 8). Nur einige von den erwähnten Schollen kleben noch an dem Klümpchen, in das wir die Erbsubstanzen verlegen müssen. Dieser Zustand entspricht dann ungefähr dem für Tenthredo albicornis F. in Fig. 21 wiedergegebenen. Auch im Liningerüst ist die Zahl der Bläschen sehr zurückgegangen, es finden sich nur noch einige wenige, von denen das in der Fig. 8 eingezeichnete uns darüber belehrt, daß sich dieselben durch eine Art Knospung vermehren können, die an die Vermehrung der in Nährzellkernen auftretenden Kernchen und an die der akzessorischen Kerne überhaupt erinnert.

Nun haben wir aber noch das Schicksal der großen Nukleolarmasse nachzutragen, die sich neben dem Chromosomenkonglomerat und seinen Derivaten noch im Kern befindet. Der Anblick dieses bohnenförmigen Körpers ist anfangs ein sehr wechselnder. Vergleichen wir Fig. 5 mit der Fig. 14 oder 17 von T. albicornis, so wird offenbar, daß diese Masse dem allmählich heranwachsenden, aus oxy- und basichromatischen Bestandteilen aufgebauten Nukleolus des letzteren Tieres entspricht. Auch sie besteht aus zweierlei Substanzen von sehr verschiedener färberischer Beschaffenheit, nur ist sie größer und nicht rund, sondern unregelmäßig bohnen- oder

nierenförmig gestaltet. Bei T. albicornis ging mit großer Wahrscheinlichkeit aus den Bildern hervor, daß ein ursprünglich allein vorhandener Nukleolus den Ausgangspunkt darstellt; bei Allantus spec. halte ich es aber eher für möglich, daß die vorher in der Mehrzahl vorhandenen Nukleolen plötzlich zusammenfließen; denn in Eiern, die keine wesentlichen Größenunterschiede zeigen, findet man, ohne eigentliche Uebergänge, mehrere nicht gerade kleine Nukleolen oder den allerdings schon voluminöseren Körper (Fig. 2 und 3). Sogleich bei seinem ersten Auftreten enthält er in der Mitte eine große Kugel von schwankendem färberischem Verhalten (in Fig. 3 erscheint sie im allgemeinen schwachgefärbt, mit einigen Vakuolen, in Fig. 4 dagegen stark geschwärzt). Der übrige Teil ist auch schaumig gebaut und schließt basichromatische Schollen in eine oxychromatische Grundsubstanz ein. Manchmal erhält man den Eindruck, als ob von der zentralen Kugel Substanz in diese Region abgegeben würde (Fig. 5).

Anfangs nur dicht neben dem Chromsomenkonglomerat gelegen, verklebt der Körper alsbald mit diesem, wobei er ihn wie in eine Nische aufnehmen kann (Fig. 15 a, b). Diese Fig. zeigt uns ferner, daß die Vakuolen noch größer geworden sind, ebenso vor allem die chromatischen Einschlüsse, die eine Vorliebe zur Oberfläche bekommen haben und sich zum Teil sogar über diese vorwölben und endlich, daß der schon erwähnte zentrale Teil an Selbständigkeit gegenüber seinem Mantel gewinnt; er liegt jetzt nicht mehr so völlig eingeschlossen, sondern mehr peripher und stets in unmittelbarer Nachbarschaft des Chromosomenkomplexes. Er ist jetzt stellenweise durch einen deutlichen Spalt von dem übrigen Nukleolenapparat getrennt (Fig. 5 a), fein wabig gebaut und stets chromatisch gefärbt. Mit dieser Isolation wird bereits angebahnt, daß nun die beiden Teile ganz verschiedene Wege einschlagen; der große chromatische Körper persistiert, der Rest wird aufgelöst. Ersteren finden wir unverändert in Fig. 6 a, 7 b und 8 wieder. Zunächst noch mit den Chromosomen verklebt, löst er sich später von ihnen (Fig. 8). Der große schaumige Körper aber fehlt in Fig. 7 a, 6 c und Fig. 8 völlig. Ein Uebergangsstadium (Fig. 6 a, b) zeigt ihn kleiner und gänzlich vom Chromatinnukleolus getrennt; seine chromatischen Einschlüsse sind auch geringer geworden, ob sie ganz aufgelöst werden oder zum Teil in den um diese Zeit und etwas später vor allem auftretenden kleinen Chromatinnukleolen, die im ganzen Kern sich zerstreuen, fort-

bestehen, läßt sich nicht entscheiden. Auch wäre denkbar, daß Teile des Körpers (mit beiderlei Bestandteilen) in den gleichzeitig so zahlreichen und großen Nukleolenkernchen zu suchen sind, die im Bau eine weitgehende Uebereinstimmung zeigen. Aber angesichts des Umstandes, daß diese ohne Zweifel in erster Linie im Chromosomenkomplex auftreten, erscheint dies sehr unwahrscheinlich. Da aber ja auch diese bald aufgelöst werden, so wäre auch in diesem Fall das Schicksal nur ein um weniges verzögertes.

Auf den ersten Blick erscheint der ganze Prozeß ungeheuer kompliziert und er ist es auch zweifellos für unsere heutigen Kenntnisse. Durch den Vergleich mit den um einen Grad einfacher erscheinenden Vorgängen bei T. albicornis gewinnen die Verhältnisse aber doch an Klarheit. *In beiden Fällen kommt es zu einer Tetradenballung. Bei T. albicornis aber ist das hieraus entstehende Gebilde wenig aktiv, es verkleinert sich alsbald und sendet auch alsbald keine geformten Stoffe mehr aus. Bei Allantus spec. aber erhält es sich lange in seiner ursprünglichen Größe und produziert zweierlei geformtes Material, basichromatische Brocken und kernähnliche Nukleolen, bevor es sich erschöpft und wie bei T. albicornis kleiner wird. Der übrige Nukleolarapparat ist bei beiden Tieren geprägt in später an Zahl und Volumen anwachsende kleine Chromatinnukleoli und einen zusammengesetzten Körper. Letzterer wird bei Allantus wieder viel größer und erscheint tätiger, im übrigen aber haben sie bei genauem Zusehen sehr viel Gemeinsames, zunächst, wie schon erwähnt, die Sonderung in zwei Substanzen, ferner die Tatsache, daß unter den chromatischen Einlagerungen eine besonders heranwächst, die kleineren aber zahlreicher werden und die Oberfläche aufsuchen* (vgl. hiezu Fig. 5 a, b und 17, die sich genau entsprechen), *und endlich, daß diese chromatischen Substanzen, insbesondere der erstere große Körper plötzlich frei werden und der sich plasmatisch fär-*

bende Teil aufgelöst wird (Fig. 8 deckt sich also sehr genau mit Fig. 19).

Die kleinen chromatischen Nukleoli beider Figuren sind aber wahrscheinlich nicht völlig identisch. In beiden Teilen werden sie allerdings teilweise auf solche zurückzuführen sein, die von Anfang an neben dem Chromosomenklumpen und dem großen zusammengesetzten Nukleolus vorhanden waren (bei T. albicornis mehr, bei Allantus spec. weniger). Im übrigen aber ist bei T. albicornis sicher ein Teil hinzugekommen, der vorher im zusammengesetzten Nukleolus eingeschlossen war (vgl. Fig. 17 und 18), bei Allantus aber geht aus den mir vorliegenden Bildern etwas Aehnliches kaum oder in sehr beschränktem Maße hervor. Denn in Fig. 6 ist ja der zusammengesetzte Nukleolus schon großenteils geschwunden, insbesondere auch sein basichromatischer Anteil, im Kerngerüst fehlen aber größere Chromatinnukleoli fast ganz. Dafür treten die chromatischen Brocken am Chromosomengitter auf; ob zwischen dieser Erscheinung und dem Schwund der Substanz im Nukleolus ein Zusammenhang besteht, kann nicht angegeben werden. Dem Verbrauche fallen ja endlich in beiden Tieren die chromatischen Nukleolen fast ganz anheim, wie immer sie auch entstanden sind, auch jene Substanzen, die an den Chromosomen auftraten.

Die akzessorischen Kerne der Allantus-Arten bieten im allgemeinen mit dem verglichen, was wir bisher über dieselben beobachten konnten, nichts besonderes. Textfig. 26 stellt sie von einer Spezies, die vielleicht nicht mit der im Voranstehenden identisch ist, in einer Reihe von Stadien ihres Wachstums und der Teilung dar. Wie es nach unserer vielfachen Erfahrung zu erwarten war, treffen wir in ihnen, entsprechend der Struktur des Eikernes, auf einen mächtigen Hauptnukleolus und eine Anzahl kleinerer Nukleolen (Textfig. a—q). Der erstere ist vielfach reich vakuolisiert, häufig aus einer Summe kleinerer Nukleolen zusammengesetzt (m, n). Die Vermehrung der Kernchen geschieht durch Teilung und Knospung, Vorgänge, die aber durch mannigfache Abstufungen völlig ineinander übergehen können, wie Fig. a—g lehren. In allen Fällen beteiligt sich, wenn sekundäre Nukleolen noch fehlen, was in kleineren Trophonuklei der Fall ist, der Nukleolus hiebei, bei Teilung sich ebenfalls ziemlich gleichmäßig zerschnürend, bei Knospung einen kleineren Teil abgebend. Wie wir auch schon anderweitig beobachten konnten, ereignet es sich bisweilen, daß die Knospungstendenz eine derart

große ist, daß an dem Tochterkern bereits vor seiner Ablösung ein dritter Kern abgeschnürt wird (e). Vorbereitet wird dies dadurch, daß in der ersten Knospe der Nukleolus sich schon wieder vermehrt hat (c, h). Aeltere akzessorische Kerne können auch nur durch Abgabe sekundärer, kleiner Nukleoli Knospung veranlassen (i, o), oder beide Nukleolentypen können zusammenwirken, wie es bei q der Fall zu sein scheint.

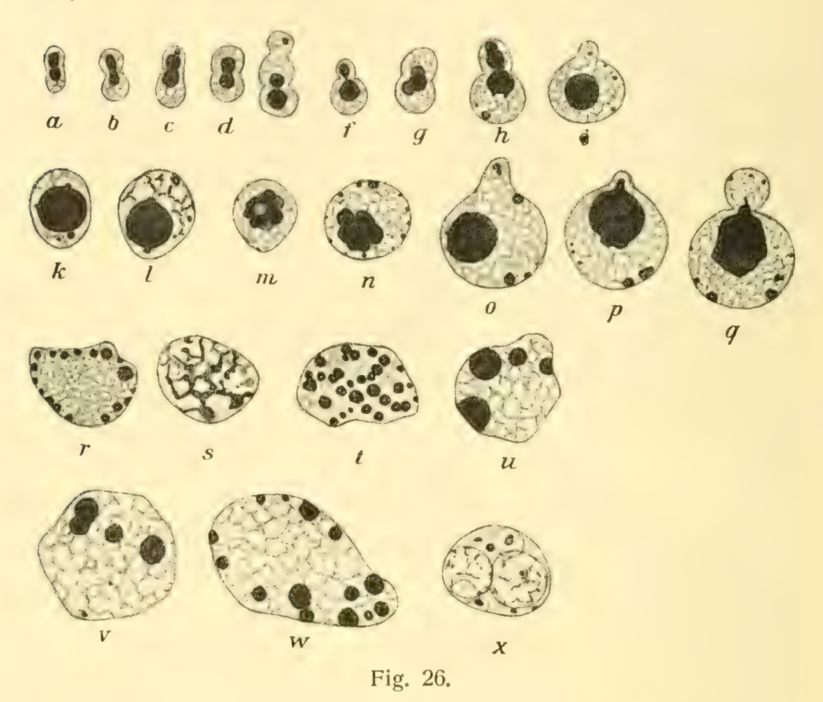


Fig. 26.

Aeltere Trophonuklei zeigen vielfach andere Strukturen (r—w). Der große Hauptnukleolus ist dann geschwunden und eine wechselnde Zahl größerer oder kleinerer Nukleolen erfüllen den Kern. Die vordem stets runde Form wird gerne unregelmäßig. Am Eikern selbst haben sich ja ganz ähnliche Wandlungen abgespielt und auch in ihm ist der mächtige Nukleolenkomplex nach einiger Zeit geschwunden. Wie in ihm heben sich die Nukleolen — intensiv mit Safranin färbbar — gegen ein lebhaft Lichtgrün annehmendes Liningerüst ab. Nur ausnahmsweise kommt es zu Gerüstbildungen wie in Fig. 5.

Was die Entstehung der Trophonuklei bei den Allantus-Arten

anlangt, so ist ein Teil derselben offenbar wieder auf safraninophiles, in den Nährzellen entstandenes Sekret zurückzuführen. Dieses wird in ihnen reichlich erzeugt und tritt, wie wir es schon so oft gesehen haben, durch den verbindenden Zapfen in das Eiplasma über. Weiterhin entstehen andere Trophonuklei aber von Anfang an im Ei selbst, jedoch ohne jede topographische Beziehung zum Eikern. Wir haben ja schon wiederholt die Möglichkeit zugeben müssen, daß fern vom Eikern sich bildende Trophonuklei nicht stets restlos auf chromatisches Nährzellsekret zurückzuführen sind, sondern daß solche chromatische Körnchen auch an solchen Stellen im Eiplasma gebildet werden. Daß dies hier bei Allantus und, wie wir sehen werden, sehr deutlich bei der im Folgenden noch zu besprechenden Arge pagana der Fall ist, davon habe ich mich schließlich fest überzeugt. Das erste Auftreten der Trophonuklei ist hier streng an die Peripherie des Eies gebunden. Hier tauchen zunächst der Zona radiata kleinste sich noch nicht ausgesprochen mit Safranin färbende Körnchen auf, die in einer entsprechend kleinen Flüssigkeitsvakuole liegen, die noch keine Membran besitzt. Allmählich wächst das Granulum etwas, färbt sich deutlich rot und bekommt auch eine schärfere Vakuolenbegrenzung. Frühzeitig teilt es sich nun zumeist in zwei, in ein größeres und ein kleineres Korn und dies ist dann auch der Zeitpunkt, in dem die bisher helle Vakuole einen intensiv plasmatisch färbbaren Inhalt bekommt, das künftige Kerngerüst, das anfangs, soweit die kleinen Verhältnisse die Beobachtung gestatten, homogen oder zum mindesten äußerst dicht gebaut ist. Ich habe eine solche Zone, in der die Trophonuklei entstehen, in Fig. 1 der Taf. 10 zu zeichnen versucht. Das Liningerüst wurde hier auch in den schon etwas älteren Kernchen, wo es ganz deutlich wabig gebaut ist, der Einfachheit halber homogen gezeichnet.

Die Art der Kernbildung macht es wahrscheinlich, daß die Stoffe, die von außen kommend die Follikelzellen passieren oder auch in ihnen entstehen, eine wichtige Rolle bei dem Aufbau der Kernchen, besonders der chromatischen Substanz der Nukleoli, spielen, wie wir dies schon früher erwähnten. Da sich ja auch für die entsprechende Substanz, soweit sie sich in den Nährzellen und um den Eikern bildete, keine Kontinuität mit den Chromatinnukleolen im Kern erweisen ließ, sondern nur indirekte, wenn auch oft recht enge Beziehungen erschlossen werden mußten, darf uns eine Entstehungsweise, wie die eben geschilderte, gar nicht zu sehr ver-

wundern. Man könnte ja auch in dem vorliegenden Falle allerdings noch die Vermutung hegen, daß die, wie wir sahen, im Eikern zum Teil schwindende Nukleolensubstanz in färberisch nicht nachweisbarem Zustand den Kern verläßt, sich an die Zelloberfläche begibt und hier wieder zum Aufbau des Nukleolenchromatins verwendet wird. Aber ein solcher ist eben wohl auch ohne Kernbeteiligung recht wohl möglich und wird hier in seinen letzten Phasen sichtbar. Im allgemeinen Teil wird von diesen Dingen nochmals die Rede sein müssen.

Ein weiterer Befund an den akzessorischen Kernen dieses Objektes muß aber noch unsere Aufmerksamkeit besonders auf sich lenken. Die schon so oft betonte große Aehnlichkeit zwischen den safraninophilen Nukleolen der Ei- und Nährzellen mit den sich ebenso färbenden Tröpfchen und Granulis, die im Plasma die Entstehung der akzessorischen Kerne verursachen und in deren Nukleolen weiterleben, wurde besonders auch dadurch gestützt, daß solche Nukleolen in den Nährzellen sich zu Gebilden wandeln können, die wir nicht umhin können, als Kerne zu bezeichnen. Eine sehr ähnliche Erscheinung haben wir soeben nun auch im Eikern beobachtet. Von den Nukleolen der Trophonuklei aber stand etwas Aehnliches noch aus, obwohl es — die Richtigkeit unserer Deutungen vorausgesetzt — wohl im Bereich der Möglichkeit lag. Bei dem vorliegenden Objekt nun habe ich — leider bisher nur in einem einzelnen Fall — einen solchen Kern in einem schon sehr alten Ei gefunden, der diese Erscheinung zeigte (Textfig. 26 x). In ihm finden sich, den Kernraum großenteils einnehmend, drei weitere Kerne, zwei größere mit wohlentwickeltem Retikulum, ein kleinerer mit sehr blassem Gerüst und einem ringförmigen Nukleolus; im Rest des Kernes liegen noch einige kleinere Nukleoli. Es ist wohl kein Zweifel, daß hier eine Erscheinung vorliegt, die mit den beiden oben angeführten identisch ist, d. h. daß Chromatinnukleoli Ausgangspunkte einer intranuklearen Kernbildung geworden sind.

Die Erscheinung ist aber hier eine sichtlich seltene, vielleicht nur an degenerierenden Kernchen auftretende. Die wenigen sonst in dem Ei vorhandenen Trophonuklei zeigten nichts Aehnliches.

Die Form besitzt einen spezifischen Einschluß im Plasma des hinteren Eipoles. Im jüngeren Ei, vor oder zu Anfang der Dotterbildung stellt er eine dichtere plattenförmige Zone dar, die der hinteren queren Begrenzung des Eies unmittelbar aufliegt, später nimmt diese seitlich an Umfang ab und türmt sich dafür in der Mitte zu

einem unregelmäßigen schwammigen Gebilde auf, hat also große Aehnlichkeit mit dem für Tenthredo mesomelas L. beschriebenen Körper. Er ist wiederum auch in den alten Eiern estzustellen und färbt sich bei Safranin-Lichtgrünbehandlung ausgesprochen grün.

d) Arge pagana Panz. (Taf. 10.)

Arge pagana Panz. ein Rosenschädling, den ich in einem Garten in Görz reichlich angetroffen habe, besitzt von den Allantus-Arten und Tenthredo-Arten etwas abweichende Verhältnisse, vor allem bezüglich des Baues der Eikerne; da sie ferner besonders klar die Entstehung der Trophonuklei fern vom Eikern, aber ohne Beziehung zum Nährzellsekret dartut, sei ihre Eibildung noch etwas ausführlicher behandelt.

Die Form ist, wie bei anderen Blattwespen auch, die wir schon kennen lernten, dadurch ausgezeichnet, daß die Trophonuklei sehr spät entstehen. Fig. 2, 3, 4, 5 der Tafel 10 geben Eier wieder, die vor ihrer Bildung stehen. Sie bieten gegenüber den anderen nun beschriebenen Tieren nichts Besonderes. In ganz jungen Ei-Nährverbänden sind die Nährzellen untereinander noch annähernd gleich groß, die Ovocyte ist wenig gewachsen, safraninophile Einschlüsse sind in letzterer spärlich, gerne in Kernnähe, vorhanden, in ersteren, wenn überhaupt nachzuweisen, äußerst geringfügig. In der Folge wachsen, wie es ja stets zu finden war, die eiwärts gelegenen Nährzellen viel rascher heran. Die Einschlüsse im Plasma werden reichlicher, besonders in der Eizelle, wie Fig. 3 belegt. Sie liegen immer noch besonders um den Kern vereint, der sich vorübergehend mit einigen konzentrischen Lamellen umgibt. Es sei hier daran erinnert, daß uns diese Erscheinung ja schon mehrmals aufgestoßen ist, wenn sie auch in der Eizelle der Hymenopteren nie so mächtig entwickelt ist, wie in den Nährzellen, die sie auch bei Arge pagana in gesteigertem Maße besitzt. Außerdem finden sich im Plasma des Eies — wie auch der Nährzellen — die merkwürdigen Eiweißfibrillen, oft von ansehnlicher Dicke, die auch nicht selten in älteren Nährzell k e r n e n angetroffen werden.

Die Einschlüsse der Eizelle wachsen, wie gewöhnlich, noch beträchtlich heran, werden aber auch hier alle mit dem weiteren Eiwachstum nach hinten verlagert. In Fig. 5 ist der Beginn dieses Vorgangs schon zu erkennen, in Fig. 6 und 10 ist er fortgeschritten.

Die Veränderungen, die währenddem der Eikern erleidet, weichen insofern etwas von den Verhältnissen bei anderen Blattwespen ab, als das Kerngerüst mehr oder weniger stark färbbar wird und sich die Chromosomen und Nukleolen daher nicht so scharf abheben als auf dem sonst ja immer meist blaß getönten Liningerüst. Anfangs sind die Tetraden noch ganz voneinander gesondert und neben ihnen nur ein Nukleolus vorhanden (Fig. 2, 3). Auch wenn sich neben diesem, der oft das Eisenhämatoxylin sehr rasch bei der Differenzierung abgibt, eine Anzahl kleinerer, stärker färbbarer, auch chromatischer Nukleolen einstellen, kann dies noch der Fall sein (Fig. 4). Der Tetradenbau (zopfartige Umschlingung der Schenkel) ist dann noch deutlich erkennbar. Selbst das noch ältere Ei der Fig. 5 läßt sie als gesonderte Verdichtungen im Kerngerüst erkennen. Die sekundären Nukleoli sind jetzt beträchtlich angewachsen (Fig 5). Auch in der Folge verkleben die Chromosomen nicht so sehr zu einem ausgesprochenen Klumpen, wie wir es bei anderen Blattwespen, bei Schlupfwespen usw. gesehen haben. Sie immer aufzufinden, wird durch die zunehmende Vergröberung der Gerüststruktur sehr erschwert. Es sind nur wenig ältere Kerne, von denen der eine (Fig. 8) sie offenbar verklebt, der andere (Fig. 9) sie aber vielleicht noch gesondert enthält. In älteren Eiern ist der Chromosomenbestand meist nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen, wenigstens bei den von mir allein angewandten Färbungen.

Das erste Auftreten der Nukleolarsubstanz der künftigen Trophonuklei ist in Fig. 6 und 7 wiedergegeben. Der Kern des betreffenden Eies verharrt im bisherigen Zustand, Dotter ist noch nicht gebildet, die so früh aufgetretenen und beträchtlich gewachsenen rundlichen und ovalen Einschlüsse sind, wie schon erwähnt, nach hinten verlagert. In einigem Abstand von der Eioberfläche, besonders hinten quer und am Eikern, treten kleine Vakuolen auf, von denen wir vermuten dürfen, daß sie in der lebendigen Zelle eine fettartige Substanz führten. Zwischen ihnen und der Eioberfläche aber finden sich jetzt kleinste Granula, die im oberen Teil des Eies fehlen, von unten an den Eikern vereinzelt und in die Tiefe rückend heranreichen, sonst aber in seiner Nachbarschaft fehlen. Zum Teil sind um diese Granula deutliche kleine helle Höfe zu erkennen (siehe sie besonders in der der Seite des Eies entnommenen Fig. 7).

Die weitere Entwicklung dieser Kernanlagen ist die gewohnte. Der Nukleolus wächst, mit ihm die sich alsbald mit einer Membran

umgebende Vakuole (Fig. 10 und 11). Neben dem ersten Nukleolus tritt in vielen Kernchen noch ein zweiter kleinerer auf. Ein Liningerüst ist anfangs noch nicht zu erkennen. Die Verteilung der Kerne im Ei ist noch immer die gleiche, nur rücken sie, besonders hinten, auch mehr in die Tiefe des Eiplasmas; seitlich, dem Eikern gegenüber, aber wird noch die ursprüngliche Anordnung der Granula, also eine nahezu einreihige, eingehalten. Die vordere Region des Eies führt jetzt auch stattliche, ja die größten Trophonuklei. Um den Eizapfen lassen sie zwar noch einen beträchtlichen kreisförmigen Raum frei, nähern sich aber dem Eikern mehr als von unten her. Trotzdem wird seine Isolation gegenüber den akzessorischen Kernen durch diese Figur besonders deutlich. Keinerlei topographische Beziehung der ersten Entstehungsstadien derselben zum Kern ist nachweisbar, wir haben das gerade Gegenteil von dem Typus eines Camponotuseies vor uns. Auch eine Beziehung zwischen Nährzellsekret und den am Eirand auftauchenden Granulis befürworten, hieße die Dinge gewaltsam biegen wollen. Denn wenn auch in den Nährzellen sich das safraninophile Sekret, besonders in Kernnähe, findet, so ist dies hier doch einmal in gröberen Schollen und nicht in Form von feinen Granulis vorhanden, und ist ferner der ganze zentrale Teil von feinerem wie gröberem chromatischen Sekret nahezu völlig frei. Daß die im jüngsten Ei auftretenden Schollen hier, wie in anderen Fällen, wo sie noch reichlicher waren, wie etwa bei Bombus, auch nichts mit den akzessorischen Kernen zu tun haben, geht aus dem Gesagten ebenfalls deutlich hervor. Es bleibt also nur die Möglichkeit einer Neubildung an der Eiperipherie.

Wir haben nun noch die Weiterentwicklung des Eikernes und der akzessorischen Kerne zu betrachten. In der Struktur beider herrscht eine merkwürdig große Variabilität, wie ein Blick auf unsere Taf. 10 lehrt. Schon in jungen Eiern war das Liningerüst mit Eisenhämatoxylin immer stärker färbbar geworden (vgl. Fig. 3 mit 6). Bald geschah dies durch einen feinen, recht gleichmäßigen Belag von Granulis (Fig. 6 und 8), bald blieben Strecken zarten Lininwerkes frei und andere sind mit gröberen Brocken besetzt (Fig. 9). Ein solcher Zustand führt dann über zu Eikernen, die so aussehen, wie wenn sie außerordentlich viele kleine Nukleoli führten (Fig. 10). Diese Struktur ist aber keineswegs etwa für die älteren Eier charakteristisch, sondern im gleichen Ovar können solche nach dem einen oder anderen Extrem gebaut sein. So gehört der Eikern der Fig. 12

einem Ei an, das im Beginn der Dotterbildung steht, der Fig. 13 einem mitten in derselben; Fig. 15, 16, 17, 18 gehören zu einem viel älteren, schon ganz dottererfüllten Ei, dessen Kern im Gegensatz zu den vorangehenden wieder mehr aus größeren Granulis zusammengesetzt ist, ein Zustand, der sich noch sehr steigern kann, wie aus dem Kern eines noch älteren Eies, dessen Epithel schon stark abgeplattet ist, hervorgeht (Fig. 19, 20). Er gleicht wieder sehr dem Kern des jungen Eies in Fig. 10. Nur haben sich die Nukleolen während dieser Zeit verändert. Der schon so früh verblassende Primärnukleolus ist geschwunden, ähnlich, wie er bei anderen Blattwespen plötzlich resorbiert wird. Die kleineren sind weiter gewachsen (Fig. 10), zeigen häufig eine dichtere Rindenschicht, sind aber auch offenbar tiefgehenden Wandlungen unterworfen. Denn in älteren Eikernen werden sie kleiner und blässer. Oftmals ist ein Teil derselben zu einem Konglomerat vereint, dessen Grundlage vielleicht, wie sonst so oft bei Hymenopteren und speziell auch bei Blattwespen, die Tetraden darstellen. Sonst ist wenigstens keine Struktur im Kern auf sie zu beziehen. Die Kerne der alten Eier enthalten nur noch das eine oder andere unscharf umschriebene Kondensum (Fig. 15, 19).

Diese wechselnde Kernbildung der Wirkung der Fixierung zuzuschreiben, geht nicht an, denn sie findet sich sehr oft im gleichen Ovar. Leider besitze ich keine Safranin-Lichtgrünpräparate, die Aufschluß darüber geben könnten, ob stets diesem verschiedenen Bau auch ein verschiedener Reichtum an Basichromatin parallel geht. Sonst ist ja das Kerngerüst der älteren Eikerne stets rein oxyphil, lediglich die Nukleolarsubstanz basophil. Kerne wie in Fig. 10 oder 19 scheinen aber doch stark basophil zu sein. Handelt es sich also bei ihnen um eine gelegentliche Verteilung der Nukleolensubstanz auf das Gerüst? Der auf keinen Fall geringere Reichtum an Nukleolen als bei Fig. 6 spricht nicht gerade dafür.

Die Begriffe „Chromatinnukleolus“ und „Chromatisches Retikulum“ scheinen hier ineinander überzugehen. Wir werden im allgemeinen Teil noch auf die unzweifelhaft große Verwandtschaft der beiden Dinge zurückkommen.

Schon bei den akzessorischen Kernen von Camponotus und auch sonst manchmal haben wir diese beiden Komponenten ineinander übergehen sehen; daß es hier bei Arge pagani ebenso ist, harmoniert damit sehr wohl.

Wir sind immer wieder auf das Gesetz gestoßen, daß die Struktur der akzessorischen Kerne die des Eikerns — abzüglich der Tetraden — im kleinen sehr getreu wiederholt. Hier, wo die Eikernbilder so wechseln, haben wir einen erwünschten Prüfstein für die Regel. Tatsächlich können wir eine genau entsprechende Mannigfaltigkeit im Bau der Trophonuklei der Arge feststellen. Die Textfig. 27

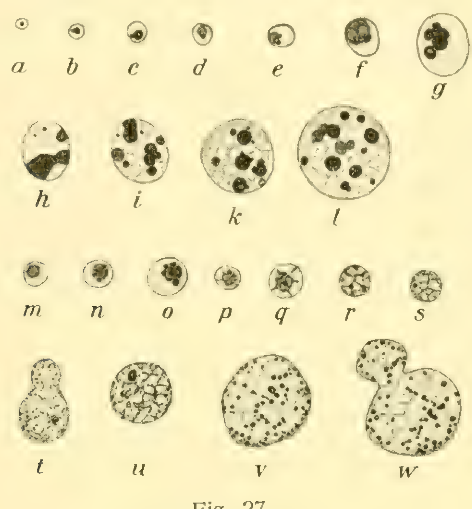


Fig. 27.

zeigt die beiden Typen in ihrer Entwicklung. Es finden sich Kernchen mit ganz blassem Liningerüst und einer großen Anzahl größerer und kleinerer, oft in lebhafter Knospung befindlicher Nukleoli (Fig. 16, 20, Taf. 10). Daneben aber solche mit einem feinen nach dem Ausfall der Eisenhämatoxylinfärbung offenbar ziemlich chromatischen Retikulum und nur ein oder zwei Nukleolen und Uebergangsstadien, bei denen man nicht weiß, ob man von sehr zahlreichen kleinsten Nukleolen sprechen soll oder von einem mit Chromatinpartikelchen nur grob belegten Gerüstwerk (Taf. 10, Fig. 18 und Textfig. 27). Zum Eikernhabitus der Fig. 19 paßt der Kernchentypus Fig. 20, der dem gleichen Ei entnommen ist, zum Eikerntypus Fig. 15 der der Fig. 18, der auch der gleichen Zelle entstammt; zu dieser gehören aber auch die Figuren 16 und 17; es kommen also in einer Eizelle alle drei Verteilungsmöglichkeiten der chromatischen Substanz vor, die einzelnen Sorten aber treten auf größeren Strecken in gleicher Weise auf, z. B. in dem herangezogenen Fall

liegen die Kernchen vom Typus Fig. 18 vorne quer im Ei, seitlich sind sie meist vom Typus Fig. 16. Hier können sie ziemlich tief zwischen die Dotterkugeln eindringen.

Dabei fällt auf, daß einige Kernchen recht klein sind, bei anderen eine umgebende Vakuole und Membran ganz fehlt. Es liegen vielmehr „Nukleoli", d. h. hier eben dann nur Chromatinkugeln in den Plasmawinkeln zwischen dem Dotter. Das wundert uns nicht, da wir gerade bei Blattwespen schon zweimal eine gewisse, unter Umständen recht weitgehende Trägheit feststellen konnten, wenn es galt, um den Chromatinnukleolus die übrigen Kernteile zu erzeugen. In ganz alten Eiern konnte man nur noch einen schmalen Saum solcher membranloser Körner finden. Bei ihnen hat man allerdings dann oft den Eindruck, daß es sich nicht mehr um in der Bildung steckengebliebene Dinge handelt, sondern um die noch widerstandsfähigeren Reste der schon aufgelösten Trophonuklei. Denn andere Formen von deren Degeneration konnte ich nicht finden.

Es entspricht unserer Auffassung von der Rolle der chromatischen Nukleolarsubstanz, die wir im allgemeinen Teil noch ausführen werden, aufs beste, wenn wir diese in den Trophonuklei in Gerüstchromatin übergehen sehen. Bei der Entstehung des Linins aber nahm, wenn wir von der Kernbildung aus Nukleolen im Mutterkern absehen, soweit wir die Dinge sicher beobachten konnten, bisher der Chromatinnukleolus keinen direkten Anteil. Gerade Allantus in Fig. 1 der Taf. 10 hat wieder sehr deutlich erkennen lassen, daß das Linin sich um den hiebei intakt bleibenden Nukleolus bildete. Bei Arge pagana aber liegen die Dinge anders. Der Typus der Trophonuklei mit scharf umschriebenen Nukleoli und ganz blassem Liningerüst entsteht allerdings ebenso (Textfig. 27, a—e). Daneben aber findet sich ein zweiter Weg der Trophonukleibildung verwirklicht, bei dem ein ursprünglicher Chromatinnukleolus bei der ersten Gerüstbildung im jungen Kernchen sich teilweise auflöst (m—r). Man sieht seine Struktur sich lockern, dichtere Körnchen erscheinen in einer Plastingrundlage, diese lösen sich allmählich von ihrem Zusammenhang, werden fädig und treten in die Vakuole hinaus, so die ersten Gerüstteile in ihr erzeugend. Ein einziger kleiner Nukleolus bleibt erhalten, der entweder schon frühzeitig durch eine ungleiche Teilung des ursprünglichen Nukleolus entstanden war oder bei der Auflockerung der letzteren allein widerstanden hat. Bei der Kleinheit der Dinge ist es schwer, das Ver-

halten von Linin und Chromatin wohl auseinanderzuhalten. Ich denke mir den Vorgang so, daß das freigewordene Plastin des Nukleolus fädig zerfließt und auf ihm die chromatischen Teilchen verteilt werden.

Zusammenfassend können wir über Arge pagana sagen, daß wie bei anderen Blattwespen der Eikern außerordentlich heranwächst und keine Ansammlung akzessorischer Kerne um ihn auftritt, die den Gedanken nahe legen würde, daß sie von ihm aus gebildet wird. Diese entstehen vielmehr rein oberflächlich aus einer anfangs einfachen Schicht kleinster Granula, die nicht als eingewandertes Sekret anzusprechen sind, sondern an dieser Stelle wahrscheinlich unter irgendwelcher Beteiligung der durch die Follikelzellen eintretenden Stoffe entstanden sein müssen. Das ursprüngliche Granulum wird entweder, wie gewöhnlich, zum Nukleolus des akzessorischen Kernes, während das Kerngerüst in der darum auftretenden Vakuole ausfällt, oder aber auch das letztere stammt direkt von dem wachsenden, sich lockernden und teilweise verblassenden anfänglichen Granulum. Die Struktur des Eikernes schwankt zwischen zwei Extremen, die auch im Bau der Trophonuklei sich wiederholen.

e) Weitere Blattwespen.

Ich habe noch eine Anzahl anderer Blattwespen zum Vergleich herangezogen, ohne eine wesentliche Abweichung bei ihnen gefunden zu haben. Nie kommt es bei ihnen zu einer besonderen Ansammlung um den Kern; die akzessorischen Kerne treten immer reichlich spät erst an der Peripherie auf. Dies gilt z. B. für Priophorus padi L. oder Pteronidea melanocephala Htg. Letztere Form bietet insofern ein gewisses Interesse, als auch bei ihr sich ähnlich wie bei Tenthredo mesomelas L. eine weitgehende Trägheit in der Bildung einer Membran und eines Liningerüstes um die anfänglich allein vorhandenen Nukleolen bekundet, so daß man in großen, schon mit Dotter er-

füllten Eiern noch stattliche, in Knospung befindliche Nukleoli nackt im Plasma findet. Einen grobwabig gebauten Keimbahnkörper fand ich auch bei diesem Tier.

Aehnlich den Tenthredo-Arten verhalten sich auch die akzessorischen Kerne bei Pristophora. Die Textfig. 28 gibt die außer-



Fig. 28.

ordentlichen Größenunterschiede der Nährzellen ein und desselben Kolbens wieder, zeigt die trägere Sekretion an den dem Ei mehr genäherten Nährzellen, und wie diese in ihrem ganzen Habitus dadurch viel ei-ähnlicher werden. b und c sind die entgegengesetzten Nährzellen eines älteren Nährzellverbandes mit noch gesteigerten Differenzen. Die akzessorischen Kerne entstehen außergewöhnlich spät und bleiben sehr bescheiden. In älteren Eiern findet man sie auch nur spärlich zwischen die Dotterkugeln eingesprengt, durch

die sie in ganz der gleichen Weise zu vielzipfeligen Gebilden deformiert werden wie der Eikern selbst.

Lyda hypotrophica verhält sich ähnlich. Abweichend gebaut sind bei ihr aber die Nährzellkerne, indem sie von Anfang an im Liningerüst vorhandene chromatische Granula neben den Nukleolen sehr stark vermehren und so das Chromatin des Gerüstes, das auf die Chromosomen zurückzuführen sein dürfte, das der Nukleoli an Menge übertrifft.

Pontania vesicator zu vergleichen, war verlockend, um zu sehen, ob eine Form mit wesentlich kleineren Eiern als etwa Arge oder Tenthredo die akzessorischen Kerne reduziere. Beim Vergleich von Ameisen mit relativ kleinen Eiern mit solchen mit sehr großen (Myrmecina—Camponotus) hatte sich ergeben, daß schätzungsweise der ganze Apparat der akzessorischen Kerne lediglich proportional verkleinert in die Erscheinung tritt. Bei Pontania ist das in jüngeren Eiern, d. h. solchen, die im Beginn der Dotterbildung stehen, auch der Fall, dann aber hält die Vermehrung der akzessorischen Kerne mit dem Eiwachstum nicht mehr Schritt, in älteren Eiern sind die kleinen Kernchen nur mit Mühe noch hie und da einmal im Dotter zu finden. Die Nukleolenverhältnisse scheinen interessant und einer genaueren Untersuchung wert zu sein. Die safraninophile Substanz in dem Nährzellplasma ist gering, Fett fehlt ihm manchmal ganz zu einer Zeit, wo das Ei es schon reichlich besitzt; ein Keimbahnkörper ist auch hier vorhanden, der sich, wie bei allen Blattwespen, plasmatisch färbt.

7. Cynipiden und Chalcididen.

Schon aus der Literatur, die vor meiner Untersuchung vorhanden war, ging hervor, daß den Chalcididen die akzessorischen Kerne fehlten. Obwohl Silvestri zahlreiche Arten untersucht hatte und an ihnen die Keimbahn studierte, berichtet er nichts von ihnen. Das gleiche gilt von Martin, der ebenfalls neuerdings Ageniaspis hinsichtlich der Eibildung studierte. Die in Frage kommenden Tiere unterscheiden sich von allen sonst untersuchten Hymenopteren durch die Kleinheit ihrer Eier und die im Verhältnis sehr großen Eikerne. Ich legte daher von vornherein keinen Wert auf die Beschaffung von Chalcididen-Material, zog jedoch einige Gallwespen in den Bereich der Arbeit. Es waren dies Diplolepis quercus

folii, Biorhiza aptera, Biorhiza pallida und Neuroterus baccarum [1]). Aber bei keinem der Objekte konnte ich akzessorische Kerne nachweisen. Allerdings besaß ich von Diplolepis und Neuroterus nur schon recht große Eier, bei denen möglicherweise die Degeneration der Trophonuklei bereits vollendet hätte sein können.

Da auch die Cynipiden recht kleine Eier besitzen, lag es nahe, anzunehmen, daß sie sich eben wie die Chalcididen verhalten. Daher ist es von Interesse, daß inzwischen Hegner (1915) doch auch bei beiden Tiergruppen Vertreter mit akzessorischen Kernen fand. Unter den Chalcididen vermißte er sie bei Copidosma, traf sie aber ganz gut entwickelt bei Apanteles an (Textfig. 29 a, b). Sie treten hier spät auf und schwinden rasch wieder, erfüllen aber zu dieser Zeit den vorderen Teil des schmalen kleinen Eies in reichlicher Menge. Ihr Ursprung und Funktion erscheint ihm problematisch, möglicherweise seien sie auf den Kern zurückzuführen. Und unter den Gallwespen stellten sich als frei von akzessorischen Kernen Andricus und Diastrophus dar, dagegen war das kleine Rhoditesei damit behaftet. Hier tauchen sie an der Peripherie als sehr kleine Gebilde auf, die zunächst nur aus einem chromatischen Körperchen bestehen, das von einer Membran umgeben wird. Später wachsen sie und werden außerordentlich kernähnlich, indem sie ein sehr schönes Gerüst und einige wenige Nukleoli enthalten. Wenn Hegner anläßlich dieser Beobachtungen schreibt: ,,The occurence of deeply staining granules without these membranes, and the various sizes of the secondary nuclei formed, lead to the conclusion that chromatin granules from the ovocyte nucleus, from the nurse cells, or from the follicle cells, migrate into the cytoplasm and become the center of origin of the secondary nuclei'', so ist er mit seinen Vermutungen, wie wir sehen, ganz auf dem richtigen Wege. Ich habe diese fremden Beobachtungen an dieser Stelle gebracht, um die Lücke, die hier in der Reihe meiner eigenen Untersuchungen besteht, wenigstens

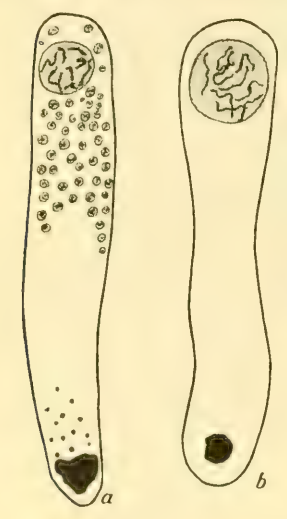


Fig. 29.

[1]) Letztere danke ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Magnus Berlin.

einigermaßen zu füllen. Allerdings möchte man gerade über diese Tiere gerne etwas näheres wissen, da hier vermutlich, wenn man zahlreiche Formen vergleicht, sich alle Stadien der Rückbildung der interessanten Strukturen bis zu völligem Schwund finden lassen und außerdem die Hoffnung besteht, daß diese Eier, die durch ihr geringes Wachstum weniger reich an sekundären Komplikationen zu sein scheinen, manche Frage, vor allem die bezüglich der Entstehung, eindeutiger lösen lassen.

Im allgemeinen Teil werden wir nochmals auf die theoretische Bedeutung zurückkommen müssen, die das völlige Fehlen der Trophonuklei bei einer Anzahl dieser kleinen Hymenopteren in sich schließt.

III. Allgemeiner Teil.

1. Die akzessorischen Kerne, ihre Entstehung, ihr Wesen, ihre Funktion.

a) Ihre Kernnatur.

Wenn wir nun die mannigfachen Beobachtungen, die in den voranstehenden Seiten über die akzessorischen Kerne mitgeteilt wurden, überschauen, können wir zu einem abschließenderen Urteil gelangen, als die wenigen Autoren, die sich bisher mit dem Stoff beschäftigten und dabei ein einziges oder nur einige wenige Objekte berücksichtigten. Denn es hat sich gezeigt, daß in vielen Punkten das Verhalten der akzessorischen Kerne ein von Fall zu Fall weit abweichendes ist, und eine Ausdehnung der Untersuchung auf so viele Objekte nicht nur berechtigt, sondern unbedingt notwendig war.

Die in erster Linie bei der gestellten Aufgabe zu lösende Frage war die nach der Natur der „akzessorischen Kerne". Sind diese Gebilde wirklich als Kerne anzusehen? Erst in zweiter Linie stellt sich dann die Frage ein, wie entstehen dieselben? Bei der Beantwortung der ersteren gingen, als ich meine Untersuchung begann, die Anschauungen der Autoren nach ganz verschiedenen Richtungen, indem drei Auffassungen bestanden. Groß (1903), Brunelli (1904) und Govaerts (1913, dieser nur für einen Teil der Kerne) halten die Gebilde für echte Kerne, die den gesamten Chromosomenbestand der Spezies führen, indem sie — ursprüngliche Follikelkerne — sekundär in das Ei eingewandert sind. Blochmann (1884, 1886) ist der Ansicht, daß es sich um Bläschen handelt, die durch

Knospung am Eikern entstehen, also auch Kerne sind, jedoch des Chromosomenbestandes entbehren. Ihm hatte ich mich schon 1913 angeschlossen. Stuhlmann (1886), vor allem aber Loyez (1908) und in Abhängigkeit von diesen Govaerts (1903) endlich behaupten mitNachdruck, daß die Blochmannschen Kerne den Namen Kerne nicht verdienen, sondern zufällig bei der Fixierung eine gewisse Kernähnlichkeit erhaltende Plasmaprodukte seien. Henneguy endlich umschreibt seine Anschauung (1904) nicht sehr scharf, er steht zum Teil offenbar auf dem Standpunkt von Loyez, zum Teil nähert er sich der Blochmannschen Auffassung.

Im Stillen endlich stehen wohl die meisten Zytologen, die die Verhältnisse nur aus der Literatur kennen, auf der Seite Loyez', denn in keinem Lehrbuch findet man die Strukturen berücksichtigt, wie es ihnen,wenn Blochmann Recht hätte,unzweifelhaft gebühren würde, und ebensowenig wurden sie in der in den letzten Jahren so lebhaften Diskussion der Chromidienfrage von deren Anhängern irgendwie berücksichtigt. So vermißt man ihre Verwertung z. B. auch in Goldschmidts Arbeit über den Chromidialapparat (1904), obwohl sie ihm dabei wertvollere Argumente geboten hätte, als manches andere herangezogene Beispiel.

Sehen wir zunächst ab von der Art der Entstehung und suchen wir durch rein morphologische Betrachtung der akzessorischen Kerne eine Antwort auf die Frage zu bekommen. Hiebei kommt uns die Möglichkeit, viele Objekte vergleichen zu können, außerordentlich zustatten. Der Bau der Kernchen stellt sich hiebei als sehr variabel heraus. Jede Spezies hat ihren bestimmten Typus entwickelt. Bei nahestehenden Tieren kann sich die Unterscheidung zwar oft nur auf sehr feine Unterschiede gründen, bei entfernteren sind sie oft sehr markant. Trotzdem bleibt ihnen eine Reihe von Eigenschaften stets gemeinsam. Sie stellen eine von einer sehr deutlichen Membran umzogenen Flüssigkeitsansammlung dar, die ein wechselnd dichtes Gerüst, das sich in der Regel mit Plasmafarben färbt, und wechselnd große und zahlreiche chromatische Tröpfchen enthält. Unter Umständen ist das Gerüst derber gebaut und färbt sich ebenfalls mehr oder weniger chromatisch. Genau die gleichen Worte könnten wir aber auch auf den Eikern anwenden. Auch er besitzt bei den Hymenopteren — wie überhaupt in der Regel — ein die Chromatinfarben gar nicht oder kaum annehmendes Gerüst und ausgesprochen chromatische Nukleolen. Schon dadurch wird also die

Annahme, daß die akzessorischen Kerne echte Kerne seien, nahegelegt. Aber für einen unbedingten Beweis ihrer Kernnatur könnte man diese Aehnlichkeiten doch nicht nehmen. Daß eine gewisse oberflächliche Aehnlichkeit mit Kernen besteht, darüber sind sich vielmehr alle Untersucher einig, sonst wäre man ja nicht auf mehreren Seiten dazu gekommen, sie für echte Kerne zu erklären. Als ein wesentliches Resultat meiner Untersuchung sehe ich es vielmehr an, daß nicht nur eine grobe Kernähnlichkeit besteht, sondern eine Identität der Struktur mit der des jeweiligen Eikerns der Art. Die Verschiedenheiten im Bau der akzessorischen Kerne sind keine zufälligen, sondern gehen parallel dem von Art zu Art wechselnden Charakter des Eikernes. Besonders waren es die Zahl und die Form der Nukleolen und die Dichte und der ganze Habitus des Liningerüstes, die als Merkmale dienten. Ich stelle in den Textfig. 30 und 31 nochmals für eine Reihe extremer Fälle je den Eikern neben den akzessorischen Kern der gleichen Spezies. Dabei ist es natürlich nicht zulässig, einen rasch durchlaufenen besonderen Zustand des Kernes zu wählen, etwa junge Kerne, in denen die Tetraden noch nicht die definitive Form gefunden haben, in der sie das Eiwachstum überdauern, sondern nötig, ein Stadium heranzuziehen, das lang andauernd als Typus der Form gelten darf. Auf solche Weise zeigt sich, daß Solenius vagus einen Eikern mit ziemlich derb gebautem, aber nicht viel Farbe annehmendem Liningerüst, und relativ zahlreichen kleinen runden Nukleolen besitzt. Für den ausgewachsenen Trophonukleus gilt das gleiche (Textf. 31, c). Die im Eikern häufige Ringstruktur des Nukleolus kehrt in ihm ebenfalls wieder. Andrena besitzt typischerweise einen Eikern mit sehr schwachem Liningerüst und sehr großen, kompakten Nukleolen (siehe Taf. 3.), der Trophonukleus wiederholt diesen Bau im kleinen. Osmia rufa enthält im Eikern viele mit Vorliebe in Knospungsverbänden vereinigte Nukleoli, die zumeist eine stärker färbbare Randschicht und ein besonderes Inhaltskorn aufweisen. Das Liningerüst tritt demgegenüber zurück. Man vergleiche den akzessorischen Kern. Myrmecina war durch ein äußerst schwach färbbares Liningerüst des Eikerns (besonders auf etwas jüngeren Stadien) ausgezeichnet und einen nur sehr wenige Knospen treibenden Nukleolus. Das gleiche gilt für die rundum liegenden Trophonuklei. Die beiden Ichneumoniden, die wir genauer untersuchten (Rhyssa und Trogus) unterschieden sich sehr durch ihre Eikerne. Rhyssa besaß neben

einigen Nukleolen ein recht stark färbbares Liningerüst, Trogus dagegen zahlreichere und derbere Nukleolen und ein nur schwach färbbares, aber äußerst gleichmäßig dichtes Liningerüst. Die ak-

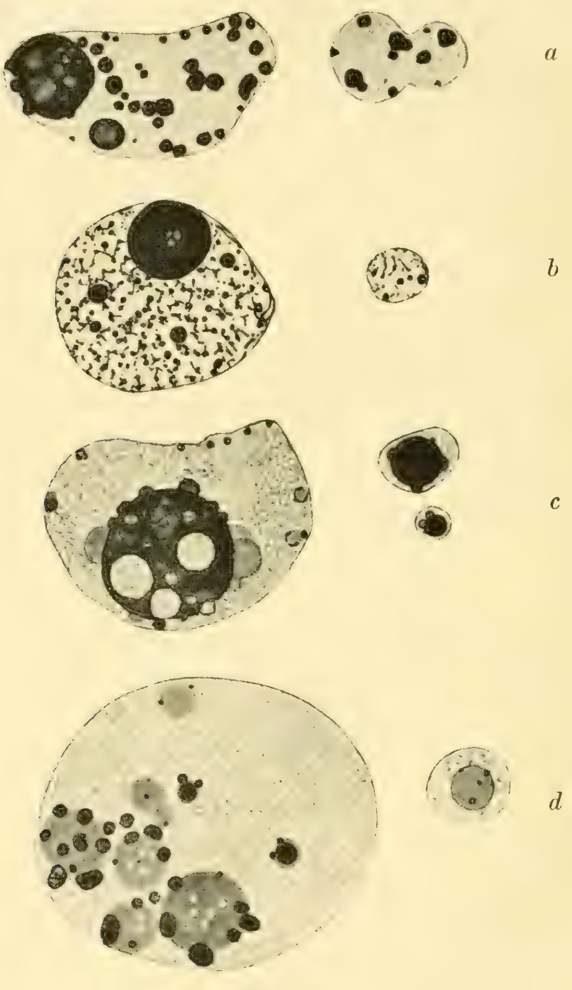


Fig. 30.

zessorischen Kerne wiederholen diese Unterschiede so getreu wie nur möglich (Textf. 30, a, b).

Gehen wir zu den Blattwespen über, so stoßen wir auf die gleiche Gesetzmäßigkeit. Um sich von ihr zu überzeugen, vergleiche man Tenthredo mesomelas L. (Textf. 30, c, d), Tenthredo albicornis

(Taf. 9) und Arge pagana (Textf. 31 a, b)! Tenthredo mesomelas führt in seinem Eikern einen sehr auffälligen großen, von Vakuolen durchsetzten Nukleolus, der rundum Knospen treibt, die zum Teil schwächer färbbar oder nur mit dichter chromatischem Rand versehen sind, daneben kleine freiliegende Nukleoli, die aber mehr ephemere Bildungen darstellen. Die Trophonuklei dieser Eier aber enthalten, entsprechend verkleinert, ganz den gleichen knospentreibenden Hauptnukleolus, der auch einen etwa proportionalen Teil des Kernraumes in Anspruch nimmt. Die kleinen freien Nukleoli sind spärlicher. Das Liningerüst ist in beiden Fällen gleich dicht und nur blaß färbbar. In älteren Eiern treten an Stelle des einen großen Nukleolus mehrere immer noch sehr stattliche Nukleolen, in den akzessorischen Kernen ebenfalls, und wie diese im ganz alten Ei verblassen bis auf einige eingelagerte chromatisch bleibende Einschlüsse, so tun es auch die Nukleolen der letzteren Textf. 30. c. d). Tenthredo albicornis (Taf. 9) hat einen Eikern mit ziemlich zahlreichen, verschieden großen Nukleolen, die aber einfacher gebaut sind als bei der anderen Tenthredo-Spezies. Einer ist jedoch — wenn auch nur eine Zeitlang — vorhanden, der die anderen an Größe übertrifft und etwas anders gebaut ist. Er ist im Inneren zu einem feinen, sich plasmatisch färbenden Maschenwerk aufgelockert und die dichteren Teile liegen der Oberfläche wie Randnukleolen an. Später schwindet, wie wir gesehen haben, der plasmatische Teil des Nukleolus und der Nukleolarapparat wird dadurch vereinfacht. Dagegen ist oft in älteren Eikernen das Liningerüst mit stärker färbbaren Granulis bestäubt. Man stelle nun die Trophonuklei daneben, in denen man alle diese Eigenschaften wiederfinden wird, selbst den eine Substanzsonderung zeigenden größeren Nukleolus (Textf. 25 a). Arge pagana (Textf. 31 a, b) war dadurch ausgezeichnet, daß sich mehrere Eikerntypen im gleichen Ovar nebeneinander fanden. Bald war der Kern von sehr vielen stattlichen runden Nukleolis durchsetzt und besaß nur ein ganz schwach färbbares Liningerüst, bald waren diese Nukleoli sehr klein, bald war das Liningerüst stark färbbar und die Nukleolarsubstanz trat zurück. Alle diese Varianten betreffen auch den Bau der Trophonuklei.

Ich denke, diese Aufzählung wird genügen. Ich könnte noch mehr Formen gegenüberstellen, aber es ergibt sich stets das gleiche Bild. Wir können es als ein Gesetz formulieren: D e r T r o p h o-

nukleus wiederholt die Struktur des Eikerns bis in die letzten Einzelheiten. Damit aber ist zugleich erwiesen, daß es sich nicht um eine oberflächliche Kernähnlichkeit der Trophonuklei handelt, sondern daß sie echte Kerne sind.

Mit den bisher bekannten echten Kernen teilen sie auch die physiologischen Eigenschaften des Wachstums, der Teilung und der Ortsveränderung in der Zelle. Daß die Trophonuklei wachsen können, geht aus jeder unserer Tafeln zur Genüge hervor. Wir sehen dabei zunächst ab von deren allererstem Wachstum, das noch gewissermaßen ein embryonales, die definitiven Strukturen erst entfaltendes ist. Auch wenn diese gebildet sind, vermag sich der Trophonukleus noch außerordentlich zu vergrößern, und zwar geschieht dies, ganz wie bei einem typischen Kern, etwa dem Eikern, in allen seinen Teilen. Die Kernmembran erweitert sich, Linin wird neugebildet und die Nukleoli vermehren sich auf die gewohnte Weise, insbesondere verbunden mit Teilungs- und Knospungsvorgängen. Wie für jede Kategorie von Kernen, so besteht auch für die akzessorischen Kerne eine Höchstgrenze des Wachstums, die sie nie überschreiten und die für die Art jeweils verschieden und erblich fixiert ist. Man könnte dabei annehmen, daß entsprechend der Identität des Baues von Trophonukleus und Eikern auch eine für beide Dinge gleiche Wachstumsintensität nachweisbar ist; das ist jedoch keineswegs

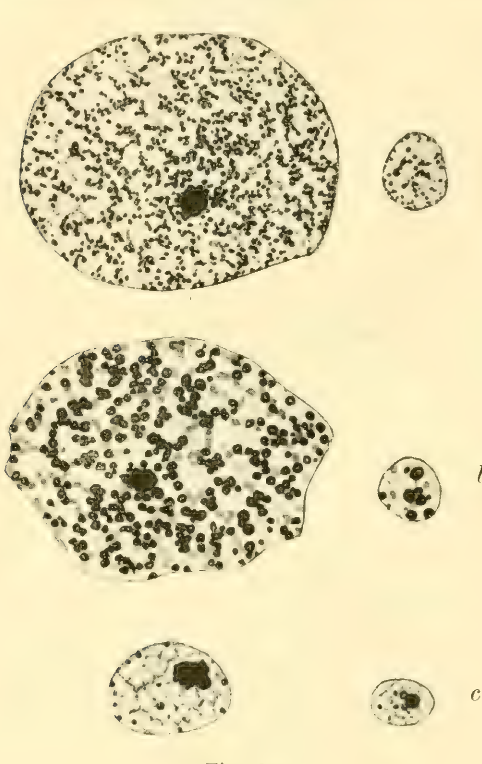


Fig. 31.

der Fall. Man kann sogar mit einer gewissen Vorsicht von einer umgekehrten Proportionalität beider Größen reden. Wir haben gesehen, daß sich die Kerne der Blattwespeneier gegenüber denen der Apiden, Wespen, Ameisen durch ihre besondere Größe auszeichnen. Während aber bei kleinkernigen Tieren die Trophonuklei der Größe des Eikernes oft sehr nahe kommen, ja sie bei den Ameisen, vor allem bei Camponotus um ein beträchtliches übertreffen können, bleiben sie bei den Blattwespen stets weit hinter dessen Volumen zurück, wenn sie auch, direkt verglichen, ebenso groß oder größer sein können. Dieses Verhalten ist aber auch sehr gut verständlich, indem es einmal, wie wir sehen werden, in der Entwicklung der Trophonuklei und andererseits in der Funktionstüchtigkeit des Eikerns bedingt ist.

Dagegen besteht eine direkte Beziehung zwischen Eigröße und Zahl der Trophonuklei, nicht nur in dem Sinn, daß kleine Eier entsprechend weniger Kernchen haben, sondern daß von einer gewissen Kleinheit des Eies an die Zahl der Trophonuklei mehr als proportional abnimmt, bis dies zu Objekten führt, die sehr kleine Eier und gar keine akzessorischen Kerne besitzen. Auch hiefür wird sich eine nahliegende Erklärung finden, wenn wir die Funktion dieses Hilfsapparates diskutieren.

Die Vermehrungsfähigkeit wurde zwar schon seinerzeit von Blochmann für wahrscheinlich erklärt, aber von niemand in der Folge bestätigt. Zu der Deutung der Strukturen als einfache Sekretbläschen paßte sie ja freilich auch nur recht schlecht. Tatsächlich aber ist sie eine Hauptquelle für die enorme Zahl der Kerne, die wir oft in einem Ei antreffen. Sie kann zweierlei Art sein, Teilung und Knospung. Die letztere ist ungleich häufiger, ich habe sie wohl bei keinem der untersuchten Objekte umsonst gesucht. In beiden Fällen bekommen die Tochterprodukte etwas von dem Nukleolarapparat mit, bei der Teilung annähernd die Hälfte, bei der Knospung oft nur ein kleines Partikelchen. Dieses aber wird nie vermißt. Es kann ein schon vorher freier Nukleolus sein, oder er wird eben erst von einem Mutternukleolus abgegeben, während sich bereits die Membran vorwölbt, und hängt dann noch durch einen Verbindungsfaden mit diesem zusammen. Es ist die Regel, daß auch ein Teil des Liningerüstes in die Knospe übergeht (bei der Teilung ist dies selbstverständlich), aber manchmal kam es mir so vor, wie wenn auch nur Nukleolus und Enchylem der Knospe mitgegeben werden können und das Liningerüst dann neu entstünde. Bei unseren Be-

obachtungen über die erstmalige Bildung der Trophonuklei wäre dies ja auch gar nichts Auffälliges. Die Knospung kann so schnell vor sich gehen, daß ganze Nester kleiner Kerne entstehen oder daß ein Tochterkern schon wieder eine Knospe bildet, obwohl er selbst noch nicht abgelöst ist. Eine mitotische Teilung kommt bei den akzessorischen Kernen nicht vor, wir konnten jedoch hie und da Dinge finden, die sich wie Anklänge an eine solche ausnehmen. In älteren, der Degeneration sich nähernden Kernchen bilden sich unter Umständen recht chromosomenähnliche, scharf abgesetzte Balken oder Stäbchen, die Kernkontur kann Zipfel treiben und das Liningerüst in diesen einen etwas strahlenden Eindruck machen, etwa wie beim Ascaris-Eikern zu der Zeit, wenn eben das Spermium eingedrungen ist. Bei Camponotus löst sich die Membran auf, nachdem sich das Chromatin auf einige Brocken konzentriert hat und erzeugt das Plasma hierauf eine monasterähnliche Strahlung. In der Beurteilung der Bilder ist aber zunächst noch große Zurückhaltung geboten.

Gewöhnlich entfernen sich die Teilungsprodukte, die bei der Knospung entstehen, alsbald etwas voneinander. Wir haben ja schon erwähnt, daß sie zu Ortsveränderungen befähigt sind. Das gilt vor allem auch für die gesetzmäßigen Wanderungen, die sie im Ei im gleichen Sinne machen. Häufig haben wir gefunden, daß die jungen Trophonuklei von den inneren Regionen zur Eioberfläche aufsteigen, nicht selten auch, daß die älteren Kernchen umgekehrt in die Tiefe des Eies, gelegentlich bis in dessen Mitte sinken.

Auf einen wichtigen Unterschied zwischen den akzessorischen Kernen und dem Eikern müssen wir aber noch aufmerksam machen. Sie entbehren den Chromosomenbestand, den der Eikern birgt. Wir konnten fast stets die Chromosomen durch die ganze Wachstumsperiode des Eikernes hindurch verfolgen und die Wandlungen beobachten, die sie vom Bukettstadium an erleiden. In der Regel verklumpten sie untereinander und waren so besonders leicht faßbar. Diese Strukturen fehlten jedesmal in den akzessorischen Kernen vollständig. Wir werden noch darauf zurückkommen, wie dies in der Art ihrer Entstehung begründet ist. Schon jetzt aber kommen wir zu der wertvollen Erkenntnis, daß zwei Kerne sich strukturell völlig gleichen können, obwohl der eine die beiden Chromosomengarnituren der Art ent-

hält, der andere nicht. Der Bau eines Eikernes aber steht — zunächst nur bei den Hymenopteren — was Charakter des Nukleolarapparates und des Gerüstes abzüglich der Tetraden betrifft, in keinem Abhängigkeitsverhältnis zu den Chromosomen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß gerade bei den untersuchten Tieren die Tetraden sich auch äußerlich ganz vom übrigen Kern sondern und wie ein Fremdkörper in ihm liegen können. Wir werden in einem anderen Abschnitt auf dieses Verhalten noch zurückkommen.

An dieser Stelle können wir auch sogleich die Großsche Anschauung zurückweisen, nach der die akzessorischen Kerne vollgültige Kerne mit den Chromosomen der Spezies sind. Er dachte bekanntlich, daß Follikelkerne, wie sie in kleinen Ansammlungen zwischen den Nährzellen liegen, in das Ei einträten. Auf der einen Seite mußte er sich eben von der außerordentlichen Kernähnlichkeit überzeugen, auf der anderen glaubte er die Blochmannsche Darstellung wegen eines vermeintlichen Wiederspruches zur Individualitätshypothese der Chromosomen nicht annehmen zu können. So blieb ihm nur der Ausweg einer Einwanderung fremder Kerne. Es gibt nun aber eine Reihe von Gründen gegen sie, von denen jeder einzelne schon triftig genug wäre, die Vorstellung zu entkräftigen. Unannehmbar ist für sie die jeweilige bewiesene Strukturgleichheit mit dem Eikern; die akzessorischen Kerne gleichen nie den bewußten Follikelkernen, auch die Größenverhältnisse sind ganz widersprechende; eine Einwanderung ist tatsächlich nie zu beobachten; die Entstehungsstadien der akzessorischen Kerne sind ganz anderer Natur und haben mit Follikelkernen gar nichts zu tun. Das Gleiche gilt natürlich auch für die Brunellische Ansicht, daß die eigentlichen Follikelkerne, die dem Ei anliegen, zum Teil einwandern und durch eine geheimnisvolle Kraft an den Eikern getrieben werden.

b) Ihre Entstehung.

Gehen wir nun über zu einer vergleichenden Betrachtung der Entstehungsweise der akzessorischen Kerne. Nachdem die Großsche Auffassung soeben ausgeschieden ist, bleibt zunächst, da wir den Nachweis von der Kernnatur der Trophonuklei geführt haben, als nächstliegende Entstehungsweise die Vorstellung Bloch-

manns, nach der sie Knospen darstellen, die frühzeitig am Eikern entstehen und sich von ihm lösen. Tatsächlich aber haben wir nie einen solchen Knospungsvorgang beobachten können, auch dann nicht, wenn die Kernchen in nächster Nachbarschaft des Eikernes auftauchten. Auch ich hatte mich noch in meiner ersten Mitteilung über das Thema von den Bildern, die Blochmann vorlagen, zu einer solchen Auffassung verführen lassen, insbesondere aber auch durch den Fall Rhyssa, wo die akzessorischen Kerne zunächst dem Eikern dicht angepreßt auftauchen. Tatsächlich aber ist nie zu sehen, daß die Membran des Eikernes sich etwa vorbuchtet und eingeschnürt wird. Dazu kommt, daß ich weiterhin viele Formen antraf, bei denen die Trophonuklei weit weg im Eiplasma zum erstenmal auftauchten.

Ueberschauen wir die verschiedenen Angaben, die ich im speziellen Teil gemacht habe, so ergibt sich zunächst: Ausgangspunkt für die Bildung eines Trophonukleus ist stets ein chromatisches Granulum, das bezüglich der Größe bei den einzelnen Formen schwankt, stets aber recht klein ist. Diese Granula tauchen entweder im Plasma der Nährzelle oder der Eizelle auf und können dabei jeweils in besonderer Kernnähe liegen oder auch sonst im Plasma, mit Vorliebe auch dicht an der Eioberfläche. Um je ein solches Granulum tritt unter Umständen erst reichlich später eine Flüssigkeitsansammlung auf, die, anfangs strukturlos, bald ein kleines Gerüstwerk in ihrem Innern bildet. Gleichzeitig wächst die Vakuole und bildet eine deutliche Membran. Das chromatische Korn überdauert diesen Prozeß und geht unmittelbar in den Nukleolus des Trophonukleus über, während das Liningerüst sich also um ihn herum bildet; auch die weiteren im Trophonukleus in der Folge vorhandenen Nukleoli leiten sich in erster Linie von ihm ab. Inwieweit auch spontan im Liningerüst neue Nukleolen sich hinzugesellen können, vermag ich nicht zu entscheiden.

Viel seltener geht der Kernbildungsprozeß so vor sich, daß der Nukleolus und das Liningerüst in seiner ersten Anlage aus dem chromatischen Granulum hervorgeht; dieses wächst dann heran, bleibt zum Teil kompakt und chromatisch (Nukleolus), lockert sich aber unter Verlust der Chromatizität im übrigen und schickt Fortsätze in die umgebende Vakuole, die die Anlage des Linin-

gerüstes darstellen. Man kann den Vorgang so auffassen, daß im Nukleolus Chromatin und Plastin sich sondert, wie das ja auch sonst vorkommt, und daß letzteres in das Linin übergeht. Es war dies bei Arge pagana der Fall.

Nicht stets bildet sich der Trophonukleus dort, wo das Granulum aufgetaucht ist. Dies gilt für die in den Nährzellen entstandenen, denn diese treten in der Regel als solche in die Eizelle über und wandeln sich dann erst zu Trophonuklei um. Dies wird einmal dadurch bewiesen, daß man die Granula auf allen Stadien dieser ihrer Wanderung vom Ort der Entstehung bis zur ersten Entfaltung nachweisen kann, und wird dann dadurch erhärtet, daß sie unter Umständen schon dort mit der Erzeugung von Kernchen einsetzen, wo sie es gewöhnlich noch nicht tun. Es ist dies in den Nährzellen der Fall. Kein Untersucher konnte bisher akzessorische Kerne im Nährzellplasma auffinden. Wir haben sie bei einer Reihe von Formen entdeckt, so bei Solenius, Andrena, Camponotus und Polistes. Bei den Blattwespen kommen sie scheinbar nicht vor. Das Auftreten ist aber ein mehr gelegentliches und sicherlich von keiner physiologischen Bedeutung für die Eibildung. Der Kernbildungsprozeß setzt vielmehr verfrüht ein und bildet dann ein Moment größerer Eiähnlichkeit für die Nährzellen, bei denen ja auch sonst Reminiszenzen an ihre ursprüngliche Einatur auftreten. Es ist wohl kein zufälliges Zusammentreffen, daß die Trophonukleusbildung bei manchen Formen ausschließlich in den dem Ei näher liegenden Nährzellen ansetzt, die auch sonst durch mehrere Faktoren sich eiähnlicher verhalten, so durch wesentlich gesteigertes Wachstum, weniger intensive sekretorische Tätigkeit, gelegentlich nahezu ganz unterbleibende Fragmentation des Nukleolarapparates. Daß diese in Nährzellen entstandenen Trophonuklei als solche noch in das Ei übertreten, scheint mir sehr unwahrscheinlich; ich habe keinerlei Anhaltspunkte dafür gefunden, wenngleich der Vorgang natürlich sehr wohl im Bereich der Möglichkeit liegt.

Die Zurückführung der Trophonuklei auf Granula chromatischen Charakters bringt die wichtige Frage nach deren Herkunft mit sich. Damit kommen wir auf den schwierigsten Punkt der vorliegenden Untersuchung. Die merkwürdigen Potenzen dieser Chromatinkörner, die wir nun kennen, lassen zunächst die Vermutung auftauchen, daß sie Teilchen des Eikernes beziehungsweise des Nährzellkernes sein möchten, die diesen verlassen haben und in das Plasma übergetreten

sind, also das, was man seit R. Hertwig als Chromidien zu bezeichnen pflegt. Ich habe daher mein ganzes Augenmerk immer wieder auf die Stadien ihres ersten Auftretens gelenkt und insbesondere geprüft, ob zu dieser Zeit sich ein Austritt von Substanzen aus dem Kern wahrnehmen läßt; niemals konnte ich jedoch einen direkten Durchtritt beweisen, wenn auch manchmal die mehr gefühlsmäßige Betrachtung der Bilder dazu drängte, wie zum Beispiel bei einer Figur wie auf Taf. 7, Fig. 19.

Zu der Zeit, als das Bestreben bestand, die Existenz von echten Chromidien auch bei Metazoen überall nachzuweisen, würde man derartige Stadien wohl ohne Bedenken als Chromatinaustritt gedeutet haben. Aber mit Recht ist man, durch die vielfache Kritik dieser Bemühungen, die, wenn auch in vielem zu weitgehend und in ihrem Ton nicht selten das Maß des Zulässigen überschreitend, im großen und ganzen berechtigt war, bei der Beurteilung dieser Frage vorsichtiger geworden.

Uebersehen wir die Beobachtungen, die wir über das Auftreten der chromatischen Granula gesammelt haben, so können wir zunächst mit Bestimmtheit sagen, daß dasselbe in vielen Fällen in einem zweifellosen Zusammenhang mit den Kernfunktionen steht. In den Nährzellen ist es die Regel gewesen, daß die fragliche Substanz dicht an der Kernmembran auftauchte, ja ihr vielfach in Käppchen direkt aufsaß oder flach nach Art von Amöben auflag. Erst in der Folge wanderte sie dann in das entferntere Plasma der Zelle. Auch in der Eizelle war es oft die Kernnähe, in der die chromatische Substanz auftrat. Man erinnere sich an die Sachlage etwa bei Camponotus oder Myrmecina oder zeitweise bei Andrena. Diese Lagebeziehung konnte noch dadurch eindringlicher gemacht werden, daß um den Kern besondere aus konzentrischen Lamellen bestehende Plasmazonen auftraten, die ohne Zweifel den Ausdruck irgendwelcher Beeinflußung des Plasmas durch den Kern darstellen, und daß dann dieser Bereich der Zelle es war, in dem die Granula zunächst sich fanden. Vor allem gilt dies für die Nährzellen, aber in einem Fall war es in extremer Weise auch am Eikern verwirklicht. Es war bei der Ichneumonide Rhyssa, wo sich zwischen das ursprüngliche Eiplasma und den Kern eine nachträglich entstandene flüssigkeitsreiche Zone einschob, die gegen das alte Plasma sich durch eine neugebildete Membran abschloß und in der nun die Chromatinkörnchen und dann

die akzessorischen Kerne auftauchten. Sie wurden hiedurch so dicht an den Eikern gepreßt und ausschließlich in dieser schmalen Zone gebildet, daß sie ganz den Eindruck einer Bildung des Eikerns machten und von mir ursprünglich ja auch irrtümlich als eine Art innere Knospung desselben gedeutet wurden. In diesem Zusammenhang muß ferner daran erinnert werden, daß in Fällen, wo der Eikern bereits dicht von akzessorischen Kernen umgeben war, neu hinzutretende, kleinere Kernchen zwischen den schon gebildeten und der Kernmembran sich einschoben.

Ferner wiesen die Nukleolen der Kerne mehrfach Beziehungen zur Membran auf. Wir sahen sie bei den Hummeln gerade zu der Zeit, als die Granula zuerst im Plasma auftreten, diese offenbar völlig durchsetzen und in hohem Grade sich nach außen vorwölbend. Bei Myrmecina setzten sie sich ebenfalls dicht an der Membran fest. Vielfach waren es zahlreiche Randnukleolen, die im Eikern plötzlich schwanden und oft harmonierten ihre Größen mit denen der außen auftretenden Granula.

Zu diesen rein topographischen Momenten gesellen sich aber noch zwei weitere Tatsachenkomplexe, um die Mitbeteiligung des Eikernes beziehungsweise des Nährzellkernes an der Produktion der chromatischen Substanzen im Plasma zu belegen. Zunächst das Verhalten der Nukleolarsubstanz im Eikern bei Tieren, die besonders um diesen die akzessorischen Kerne auftreten lassen. Wir haben in solchen Fällen immer wieder die Erfahrung machen können, daß dem massenhaften Entstehen von akzessorischen Kernen um den Eikern eine frühzeitige Erschöpfung des Nukleolarapparates in diesem parallel geht. In sehr deutlicher Weise war dies zum Beispiel bei Andrena der Fall. Der Kern hat hier riesige Chromatinnukleolen gebildet und bald, nachdem nun ihm dicht angelagert, eine große Menge akzessorische Kernchen aufgetreten ist, lassen sich nur noch bescheidene Reste nachweisen! Aehnlich war es bei Osmia rufa. Bei Myrmecina lagen die Dinge auch so, der Verbrauch an Nukleolenchromatin war besonders im jungen Ei ein beträchtlicher, einer der Nukleolen wuchs außerordentlich heran, um sich dann plötzlich aufzulösen. Bei diesen Tieren liegt also der Höhepunkt der Nukleolenentfaltung auf einem sehr jungen Stadium des Eies, unter Umständen vor jeder Dotterbildung und der größte Teil des Eiwachstums wird mit einem an Nukleolen und damit an Chromatin armen Kern durchgeführt. In anderen Fällen wird man des ständigen

Nukleolenverbrauches erst bei genauerem Zusehen gewahr, denn in ihnen finden sich lange Zeit etwa gleich viel Nukleolen im Eikern, aber stets in Vermehrungszuständen, also in rasch zu durchlaufenden Bildern, die auf eine fortwährende Auflösung und Neubildung schließen lassen.

Umgekehrt ist der Nukleolarapparat bei Objekten, die keine engen topographischen Beziehungen zum Eikern aufweisen, in hohem Maße stabil. Man vergleiche zum Beispiel Bombus mit Andrena! Bei der Hummel ist ein großer Teil der Kernchen in seiner Anlage als Nährzellprodukt zu betrachten und die Nukleolenmenge ändert sich daher anfangs nicht wahrnehmbar; erst in älteren Eiern, in denen auch um den Eikern Ansammlungen auftreten, wird sie reduziert. Vor allem aber ist bei den Blattwespen übereinstimmend ein großer Reichtum an zum Teil komplizierten Nukleolen noch in sehr alten Eiern zu konstatieren gewesen und gerade diese Tiere waren es auch, die n i e engere topographische Beziehungen der Trophonuklei zum Eikern aufwiesen. Verbraucht wurde allerdings auch hier ein Teil der Nukleolen im weiteren Verlaufe des Eiwachstums, aber keineswegs so plötzlich wie beim Typus Andrena, und das ausgewachsene Ei enthielt noch stattliche Mengen (siehe z. B. Arge!).

Diesen zwei Gruppen von Erscheinungen entspricht auch jeweils die Volumenentfaltung des Eikerns. Es ist eine durchgängige Regel, daß bei Tieren mit akzessorischen Kernchen um den Eikern und frühzeitiger weitgehender Erschöpfung der Nukleolen in diesem derselbe nicht mehr zu wachsen vermag, sondern sehr unscheinbar bleibt; bei solchen aber, deren Trophonuklei wir in erster Linie als von den Hilfszellen geliefert oder doch wenigstens fern vom Eikern im Eiplasma auftauchen sahen, mächtig heranwächst (Tenthrediniden). Ein interessantes Mittelglied bezüglich der Wachstumsintensität des Eikernes stellen die Ichneumoniden dar. Auch hier stimmen die Bildungsverhältnisse der akzessorischen Kerne aufs beste dazu; denn es dauert lange Zeit, bis um den Eikern ansehnliche Massen von solchen auftreten. Von diesem Augenblick an aber wächst auch hier bei den untersuchten Formen der Eikern nicht mehr. (Die kurze frühe Bildungsperiode am Eikern von Rhyssa, die wieder rückgängig gemacht wird, spielt hiebei keine entscheidende Rolle.)

Von vornherein mußte es schon wahrscheinlich erscheinen, daß für den Fall, daß sich Beziehungen der chromatischen Substanzen im Plasma zum Kern aufdecken lassen, diese zu den Chromatin-

nukleolen bestehen, denn nicht nur ist das ja die einzige basichromatische Substanz in diesem, sondern die Entwicklungsgeschichte der Trophonuklei hat uns ja auch gezeigt, daß diese Chromatingranula selbst geradezu als Nukleolen bezeichnet werden dürfen, denen nur zunächst der übrige Kern dazu fehlt. Dies wird nun schon durch die eben besprochenen Parallelerscheinungen verwirklicht, noch eindringlicher aber durch die zweite nun zu behandelnde Tatsachengruppe.

Wir haben gefunden, daß unter Umständen die basichromatischen Nukleolen bereits im Kern sich zu neuen Kernen entfalten können. Es geschah dies am häufigsten in den Nährzellkernen, gelegentlich aber auch im Eikern und in den akzessorischen Kernen selbst. Das erstere haben wir bei Solenius, Andrena, Camponotus, Polistes beobachtet, also genau in den Fällen, in denen sich auch im Nährzellplasma akzessorische Kerne gefunden haben. Bezüglich der Einzelheiten dieses Entwicklungsvorganges verweise ich auf die Angaben im speziellen Teil, besonders für Solenius habe ich sie genauer angeben können. Das wesentliche dabei ist, daß der unregelmäßige Nukleolus eine Abrundung erfährt, seine Substanz in Plastin und Chromatingranula sondert, die beiden Stoffe, die sonst gewöhnlich in den „Chromatinnukleolen" der Nährzellen nicht färberisch trennbar gemengt sind, und vor allem durch Flüssigkeitsaufnahme sich vergrößert. Auch das Plastin vermehrt sich sichtlich dabei, wird wabig und geht unmittelbar in das Liningerüst des Kernes über. Die Gebilde, die so entstehen, sind ganz wie Kerne gebaut, besitzen eine Membran und Nukleolen. Ein Unterschied zwischen ihrer Entstehung und der bei den akzessorischen Kernen üblichen besteht darin, daß im ersteren Fall nicht um den persistierenden Nukleolus die übrigen Kernteile erzeugt werden, sondern die ursprüngliche Nukleolenoberfläche mit der Kernoberfläche identisch ist. Dagegen ist die Aehnlichkeit mit den bei Arge beobachteten Verhältnissen eine recht weitgehende, wo auch der Nukleolus des Trophonukleus nur einen Teil des ursprünglichen Chromatinkörpers darstellte und ein anderer in das Gerüst einging. Plastin und Linin scheinen überhaupt recht verwandte Substanzen zu sein. Außerordentlich kernähnliche Gebilde entfalteten sich ferner im Eikern von Allantus. Sie entstehen aus sehr bescheidenen Anfängen in den Maschen des Tetradenklumpens, wahrscheinlich auf kleine, dort sich vorher schon findende Chromatingranula zurückgehend. Fänden wir sie im Plasma,

so würden wir sie aus morphologischen und färberischen Gründen unbedenklich als akzessorische Kerne bezeichnen.

Endlich war es auch bei einer Allantus-Art, wo wir vereinzelt den Trophonukleus mit einigen sich drängenden kleineren Kernchen nahezu ganz erfüllt antrafen.

Es mag auf den ersten Blick etwas kühn erscheinen, diese Dinge als Kerne anzusprechen. Aber, wenn man bedenkt, was uns die Hymenopterenovarien über die Entfaltung von zweifellosen Kernen aus einem in der Folge sich als Chromatinnukleolus bekundenden Korn im Plasma lehrten, ferner, daß dieser Prozeß in den Nährzellen nur dann verfrüht abläuft, wenn die fragliche Kernbildung auch in den Kernen vor sich geht, endlich, daß wir auch sonst triftige Gründe für die Beziehungen des Chromatins im Plasma zu dem der Nukleolen der Kerne vorfanden und daß solche Kernbildung im Kern sonst nirgends bisher in dieser Weise beobachtet werden konnte, so scheinen mir diese Bedenken zu schwinden. Ich glaube vielmehr, daß diese merkwürdigen Tatsachen als eine wesentliche weitere Stütze dafür verwertet werden dürfen, daß eine große Verwandtschaft, wenn nicht Wesensgleichheit, zwischen Nukleolus im Kern und dem Ausgangsmaterial der Trophonuklei im Plasma besteht.

Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß diese endogenen Kerne den Mutterkern verlassen können, vielmehr halte ich dafür, daß man ihre Bildung in den Nährzellen ebenso deuten muß, wie ihr Auftreten im Plasma derselben, nämlich auf Grund einer Hemmung in der sekretorischen Tätigkeit der Zelle, die zu einer Art Stauung und verfrühten Kernbildung führt, während sie normalerweise erst in der Eizelle einsetzt. In analoger Weise möchte ich den Fall im Allantus-Eikern erklären; und wenn gelegentlich der Prozeß auch in einem Trophonukleus einsetzt, so stellt dies natürlich auch nur eine anormale Erinnerung an die latenten Bildungspotenzen dar, die in einem Chromatinnukleolus ganz allgemein zu ruhen scheinen.

Ich sage „allgemein", denn ich habe den Eindruck gewonnen, wie wenn ähnliche Nukleolenformen gar nicht so selten wären und nur nicht so leicht wie hier einer richtigen Deutung zugänglich seien; Ich komme damit auf eine alte Auffassung Carnoys zurück, der neben den üblichen Typen der Nukleolen noch den eines „nucléole-noyaux" in seiner Biologie cellulaire (1884) aufstellte. Von ihnen schreibt er: „Lorsqu'on examine attentivement ces nucléoles, on y trouve tous les éléments du noyau ordinaire: une membrane,

une portion protoplasmatique et un élément nucléinien.“ Er gibt hiezu ein Bild vom Eikern von Nephthys scolopendroides (Anneliden), das sehr an die in Frage stehenden Nährzellkerne erinnert, und einen meiner Ansicht nach weniger überzeugenden Kern von Lithobius. Jedoch schon in seiner Biologie cellulaire verwechselt er diese Fälle, in denen es sich um Bildungen handelt, die sicher auf wirkliche Nukleolen zurückführbar sind, zum Teil mit Zusammenballungen der Chromosomen, so im Spirogyrakern, von denen wir ja selbst gesehen haben, eine wie große Nukleolenähnlichkeit sie gewinnen können und seine Schüler scheinen in der Folge noch viel mehr in diesen Fehler verfallen zu sein; darum wurde, nicht mit Recht, in der neueren Literatur dieser Nukleolentypus, für den allein eigentlich der Begriff nucleolus, Kernchen im Kerne, paßte, allgemein wieder gestrichen.

Der Zytologie der Protozoen aber haben wir es zu danken, wenn heute eigentlich der Gedanke eines oder vieler Kerne in einem Mutterkern gar nichts Ungewohntes mehr ist. Ich denke dabei an all die Erscheinungen, die Hartmann dazu geführt haben, den Begriff der „polyenergiden Kerne“ zu prägen. Die polyenergiden Kerne der Protozoen sind auf eine zeitweise Teilungshemmung zurückzuführen, in unserem Fall müssen wir das ursächliche Moment wie schon gesagt, auch in einer Art Stauung, allerdings der Sekretion, suchen; es dünkt mich, daß beide Dinge sich nahe berühren.

Ein fundamentaler Unterschied aber ist dadurch auch bedingt. Ein Thalassicola-Kern birgt viele generative Kernanlagen, ein Hymenopterennährzellkern oder Eizellkern schließt die Anlagesubstanz für zahlreiche rein trophische Kerne in sich.

Kehren wir nun wieder zu unserem Ausgangspunkt, der Frage nach der ersten Entstehung der Chromatingranula im Plasma der Ei- und Nährzellen, zurück! Wir konnten feststellen, daß ein Teil von ihnen unzweifelhafte Beziehungen zum Nukleolarapparat des Kernes besitzt. Sie wurden erhärtet durch ihre Lage und die der Nukleolen, das ihrem Auftreten parallele Abnehmen der letzteren, die Fähigkeit der letzteren, Kerne bereits im Kerne zu bilden, wie jene es im Plasma tun. Aber wir dürfen darüber nicht vergessen, daß wir schon eingangs betonen mußten, daß ein tatsächlicher Durchtritt der Nukleolen durch die Membran bis jetzt nicht zu beweisen war. Es bleibt daher die Möglichkeit, daß nur ein indirekter Zusammenhang besteht zwischen beiden Körpern, derart, daß die Nukleolen

im Kern abgebaut werden, in einer färberisch nicht faßbaren Form auf osmotischem Weg die Kernmembran passieren und im Plasma wieder zum Aufbau des Chromatins verwendet werden. Denn um den Parallelismus der Erscheinungen im Kern und im Plasma kommen wir nicht herum.

Andererseits glaube ich nicht, wie Goldschmidt, daß ein negativer Befund für die Frage einer Chromatinemission ganz ohne Belang ist, wenn er sich auf so viele Objekte und ein jahrelanges Studium gründet. Ich stimme von Kemnitz (1912) in diesem Punkt völlig bei. Wir sind damit an das schwierigste Kapitel der Chromidienlehre gekommen, an dem die Erkenntnis augenblicklich kaum Fortschritte machen wird. Kann man doch der Annahme eines direkten Chromatinaustrittes entgegenhalten, daß kolloidale Körper wie das Chromatin überhaupt eine tierische Membran nicht passieren können (z. B. Kemnitz 1912). Und wenn wir uns bei den Physiologen über die physikalische Beschaffenheit der Kernmembran orientieren wollen, so ist dies kaum möglich. In Höbers umfangreicher Biochemie der Zelle fehlt im Sachregister der Begriff Kern wie Kernmembran gänzlich.

Es würde zu weit gehen, hier die große Literatur über den Chromidalapparat der Metazoenzelle einer Revision zu unterwerfen, wenn es auch etwas an sich sehr Notwendiges wäre. Ich meine aber, wenn wir auch hiebei eine große Anzahl von Angaben wieder streichen müssen, z. B. über einen Austritt während des Bukettstadiums, so bleibt doch eine Anzahl von Beobachtungen bestehen, die eine Chromatinemission sehr nahe legen, wenn auch nicht absolut beweisen; nur wissen wir nichts über die physikalisch-chemische Weise des Durchtrittes. Es sind das vor allem die Fälle des scheinbaren „Ausschwitzens" von Chromatin, das auch von vorsichtigen Autoren mehrfach behauptet wird (z. B. für Zoogonus von Wassermann). Auch die Tröpfchen im Ei von Mesostoma scheinen mir nach der Beschreibung v. Voss wirklich aus dem Kern zu stammen; sie verhalten sich färberisch ganz wie unsere Granula. v. Voss gibt allerdings an, daß der Kern zur Zeit ihres Austrittes der Membran überhaupt entbehre. Auch gegen Bilder, wie sie z. B. vor kurzem K. E. Schreiner für Fettzellen gegeben hat, wird man schlechterdings nichts einwenden können. Daß es sich dabei um Nukleolarsubstanz handelt, ist hier unwesentlich.

Was den Wahrscheinlichkeitsgehalt der Angaben über Chro-

matinaustritt aus dem Kern der Protozoen betrifft, so liegen die Verhältnisse ähnlich. Unter vielen unsicheren und sicher falschen finden sich unanfechtbare; ich denke dabei vor allem an den Chromidialapparat der Monothalamen und der Radiolarien (Aulacantha). Der erstere war es ja, der den Anstoß zur Aufstellung der Chromidienlehre gegeben hat. R. Hertwigs Gründe waren zweierlei Natur. Die Struktur glich färberisch dem Chromatin und ließ Kerne aus sich hervorgehen, zwei Motive, die wir in ganz der gleichen Weise anführen können. Daß die von uns beschriebenen Verhältnisse auch in diesem zweiten Punkt mit denen bei Arcella übereinstimmen, könnte man in gleicher Weise, wie Hertwig es seinerzeit getan hat, als ein hervorragendes Moment zugunsten der Annahme eines echten Chromidialapparates ansehen, das keine von allen Untersuchungen über Metazoenchromidien bisher anführen konnte. Aber wir werden in der Folge noch zu begründen haben, daß dies nicht geschehen darf. Die Dinge liegen hier bei genauerem Zusehen doch etwas anders; denn das Arcellenchromidium läßt generative Kerne aus sich hervorgehen und der Zwang, sie irgendwie vom Primärkern abzuleiten, ist damit ein gebieterischer; die Hymenopterenkerne aber entbehren des generativen Materials durchaus. Die Art des Austretens von Chromatin wird bis jetzt am eingehendsten wohl von Popoff für Euglypha alveolata geschildert. Die normale Euglypha ist frei von Chromidien und dieses wird erst vor der Encystierung gebildet. Zunächst liegt solches ausschließlich dicht um den Kern, später breitet es sich im Plasma aus; der Kern aber ist anfangs sehr chromatinreich, schließlich aber färbt er sich nur noch ganz blaß und verliert endlich die letzten Chromatinspuren, so daß er nur noch als heller Raum vorhanden ist. Die wichtigsten Gründe sind also wiederum: färberisches Verhalten, topographische Beziehungen und parallele Erschöpfung des Chromatins im Kern. Wir können die Popoffschen Bilder so direkt mit solchen von Andrena oder Myrmecina vergleichen.

Wenn es aber bei Euglypha recht gezwungen erscheinen würde, das Kernchromatin abbauen und außen wieder aufbauen zu lassen, bleibt bei unseren Objekten diese Möglichkeit eben doch bestehen und der Begriff der „farblosen Chromidien“, den Moroff geprägt hat, mag auf den ersten Blick etwas absurd erscheinen, aber entbehrt in solchen Fällen doch nicht einer gewissen Berechtigung, wenn man damit andeuten will, daß eine Materialverwendung aber

unter Einschaltung färberisch nicht nachzuweisender Zustände vorliegt oder vorliegen könnte.

Wir lassen die Frage also unentschieden, ob direkte Kontinuität oder „farblose Chromidien" vorliegen, können aber mit Sicherheit sagen, daß einer der beiden Prozesse sicher verwirklicht ist und halten damit an dem wesentlichen Inhalt der Chromidienlehre fest[1]). Ein hauptsächlicher Grund, warum wir so vorsichtig sind, besteht darin, daß wir andererseits gefunden haben, daß die angeführten Beziehungen unter Umständen fehlen können. Ein Teil der Trophonuklei, soweit sie nicht eng um den Kern entstunden, sondern fern von ihm im Eiplasma, ließ sich ungezwungen auf Chromatingranula zurückführen, die aus den Nährzellen eingewandert sind und dort in Kernnähe auftauchten. Für einen anderen, allerdings kleineren, gelang dies aber nicht. Es stellten sich vielmehr Fälle ein, in denen keine ausreichende Kontinuität zwischen Nährzellsekret und den jüngsten Stadien der Trophonuklei sich konstruieren ließ. So traten die ersten Spuren bei Arge pagana als kleinste Granula auf, die ferne vom Eikern gerade in der hinteren Hälfte des Eies dicht unter der Eioberfläche entstanden und sich später mit einer Vakuole umgaben. Das Innere des Eies aber war sehr arm an färbbaren Granulis, vielmehr gewann man den Eindruck eines spontanen Auftretens an einer besonders bevorzugten Stelle. Aehnlich lagen die Dinge bei Allantus, wo ich eine Zone unter der Eioberfläche fand, in der sich ebenfalls eine Neubildung von Chromatinkörnchen abspielte. Zu äußerst im Ei lagen kleinste, schwach färbbare Granula, weiter innen nahmen sie mehr Farbe an, wurden größer und erzeugten eine Vakuole. Ueberzeugen wir uns in solchen Fällen von der Möglichkeit einer Chromatinsynthese im Plasma ohne erkennbare Beziehungen zu Kernsubstanzen, so müssen wir natürlich eine solche auch überall dort im Auge behalten, wo zum mindesten ein großer Teil der Granula aus den Nährzellen stammt, etwa in den dichten Ansammlungen von Kernbildungsstadien am vegetativen Pol von Andrena.

Es liegt nahe, in diesen Fällen angesichts der oberflächlichen Lage an eine Beteiligung der Follikelzellen zu denken in der Weise,

---

[1]) Angesichts des ganzen Tatsachenmaterials der akzessorischen Kerne kann man es unmöglich gelten lassen, daß die Chromidienlehre bei den Metazoen als völlig haltlos hingestellt wird. (S. Doflein Protozoenkunde 1916).

daß Stoffe, die durch sie in das Ei gesandt werden, bei der Chromatinsynthese eine Rolle spielen, ähnlich wie vielleicht nicht zu färbende Produkte aus dem Kern austretend sich an der Granulabildung um diesen beteiligen.

Schon Loyez hat sich ja dafür ausgesprochen, daß vielfach die akzessorischen Kerne ein Produkt des Follikels seien; da sie in ihnen aber keine Kerne, sondern gewöhnliche Sekretbläschen sah, begegneten dem Gedanken für sie keinerlei Schwierigkeiten. Bei unserer Auffassung aber liegt hier ein wichtiges Problem vor. Haben wir ein Recht, eine Chromatinsynthese im Plasma anzunehmen? Nach Ansicht der Physiologen wohl sicher, wir können als Zeugen den hervorragenden Mikrochemiker Mc Callum (1908) und andere nennen. Die Zytologen aber scheinen sich unter dem Einfluß der Chromidienlehre nicht mit dem Gedanken befreunden zu wollen. Alles Chromatin aus dem Kern, kann als ihr Wahlspruch gelten. Zweifellos ist es auch das Gegebene, bei morphologischen Untersuchungen zunächst stets nach dieser Richtschnur die Dinge zu prüfen, und in der vorliegenden Untersuchung haben wir es auch so gehalten, sonst wird unkontrollierbaren Angaben Tor und Tür geöffnet. Aber man darf den Dingen hiebei nicht Gewalt antun, und um einen solchen Fall scheint es sich hier zu handeln.

Es haben sich auch bereits Stimmen gefunden, die von einem morphologischen Nachweis der Chromatinbildung im Plasma sprechen. So tritt von Kemnitz (1912) lebhaft für eine solche ein und erklärt gewisse Strukturen in den Askarismuskelzellen als derart entstandenes Metachromatin. Was die merkwürdigenBilder betrifft, die er als Aufnahme von im Plasma um den Kern aufgetretenem Chromatin deutet, wobei eine neue Kernmembran dieses an den alten Kern angliedern soll, so möchte ich sie allerdings doch im umgekehrten Sinn deuten. Es scheinen mir hier ähnliche Verhältnisse wie bei Rhyssa vorzuliegen. Der Kern hat eine Bildung von Chromatinschollen im Plasma verursacht und diese konnten sich nicht von ihm wegbewegen, da das Fibrillenkörbchen, das ihn hier umgibt, ein Hindernis darstellt und bei genügender Füllung des beschränkten Raumes den Eindruck einer neuen äußeren Membran macht. von Kemnitz sagt ja selbst, daß diese merkwürdigerweise von den Stützfibrillen gebildet zu werden scheine.

Aber es sind auch noch andere Erscheinungen, die für die Bildung von Nukleoproteiden im Plasma sprechen. Ich rechne hierzu

die so häufige diffuse Chromatizität in jungen Eizellen, das was Jörgensen als Prosekret in den Piscicoladrüsen beschrieben hat, manche andere Struktur im Drüsenzellplasma, die sich chromatisch färbt und nichts mit Mitochondrien zu tun hat, die Volutinbildung bei Haematococcus nach Reichenow (1909), gewisse Erscheinungen an Dotterkernen im Ei und andere. Natürlich sind auch damit recht verschiedenartige Körper zusammengefaßt, aber sie scheinen mir doch alle eine weitgehende Verwandtschaft zum Kernchromatin gemeinsam zu haben. Die Chromidienlehre allerdings suchte oder sucht zum Teil heute noch diese Dinge direkt vom Kernchromatin abzuleiten, aber es macht nicht den Eindruck, daß ihr dies wirklich gelingt. Für ihre Weiterentwicklung wird es nur gedeihlich sein, wenn sie den Inhalt der Theorie erweitert und den Nachdruck auf die Existenz von Nukleoproteiden im Plasma legt, die teils hier entstanden, teils dem Kern entstammt sind.

Nur in diesem Sinne glaube ich also auch das Auftreten der akzessorischen Kerne fern vom Kern erklären zu können. Entscheidet sich die Zukunft auch für die Entstehung der Chromatingranula am Kern aus „farblosen Chromidien“ [1]), dann handelt es sich natürlich auch hier schon um eine Chromatinsynthese im Plasma.

Wie wir im Ei Chromatin an der Oberfläche der Zelle entstehen sehen, so finden wir auch das entsprechende Sekret in den Nährzellen manchmal nur recht entfernt vom Kern vor, so zum Beispiel bei Bombus. Für dieses gilt dann natürlich die gleiche Möglichkeit.

Wir haben schon im speziellen Teil darauf hingewiesen, daß man natürlich die Hypothese äußern könnte, auch in solchen Fällen träten „farblose Chromidien“ aus dem Kern und begäben sich bis an die Zelloberfläche. Dergleichen ist natürlich völlig unkontrollierbar, und läßt deutlich empfinden, wie wir hier an einem Punkt herumtasten, der zurzeit unserer Erkenntnis verschlossen ist. Hier könnten außer neuen mikrochemischen Methoden höchstens nach einer Seite hin extrem entwickelte Objekte weiterhelfen.

Eine große Schwierigkeit brachte die Tatsache in die Untersuchung, daß nun nicht etwa diese verschiedenen Bildungsmöglichkeiten (Nährzellsekretion, Eikernsekretion, Chromatinbildung an der

---

[1]) Ich finde den Ausdruck keineswegs glücklich, aber benütze ihn als eine kurze Bezeichnung für die auf Seite 161 auseinandergesetzte Möglichkeit.

Oberfläche) in je einem Objekte ausschließlich sich verwirklicht, sondern in verschiedener Weise verknüpft und zeitlich sich ablösend finden. An einigen Beispielen sei dies hier nochmals erläutert. Bei Solenius leitete sich ein großer Teil der Trophonuklei von den Nährzellen ab, erst sehr spät machen Ansammlungen um den Kern wahrscheinlich, daß auch er sich beteiligt; bei Andrena ließ sich auch ein großer Teil auf Nährzellsekret zurückführen, ziemlich früh aber setzte auch eine lebhafte Beteiligung des Eikerns selbst ein, eine völlige Neubildung im Eiplasma für einen dritten Teil endlich war sehr wahrscheinlich.

Bei den Ameisen (Camponotus, Myrmecina) begann umgekehrt zuerst der Eikern selbst sich lebhaft mit der Kernchenbildung zu befassen und erst als er der Erschöpfung nahe war, setzte die Entstehung derselben aus Nährzellsekret ein; eine Neubildung im Plasma fern vom Kern scheint hier aber gar nicht vorzukommen. Bei den Blattwespen überwiegt über die Anteilnahme des Eikerns jedenfalls beträchtlich die der Nährzellen und die selbständige Chromatinsynthese im Plasma. Bei Allantus spielt die erstere die größere Rolle, bei Arge die letztere. Bei Rhyssa kommen gar vier Bildungsmöglichkeiten in Betracht. Als erste, zeitlich sehr spät auftretend, taucht eine sehr beschränkte Generation am Eikern auf und degeneriert wieder, hierauf treten die Nährzellen in Tätigkeit und entstehen wahrscheinlich auch Granula im Eiplasma de novo, und schließlich erwacht die Tätigkeit des Eikernes wieder, aber viel lebhafter als das erstemal.

Dieses Objekt ist uns auch deshalb besonders wertvoll, weil wir ihm die Tatsache entnehmen können, daß diese einzelnen Wege ziemlich labiler Natur zu sein scheinen. Denn hier haben wir in der ersten wieder rückgängig gemachten Tätigkeitsperiode des Eikerns unzweifelhaft eine heute für das Objekt wertlose Reminiszenz zu sehen. Denken wir uns dieselbe normal durchgeführt, so kommen wir auf einen Typus, der dem der Wespen und Ameisen in hohem Grade ähnelt und würde sie ganz ausgelöscht, was ja bei anderen Ichneumoniden tatsächlich der Fall ist, so nähern wir uns sehr dem Verhalten der Blattwespen; mit dieser Mittelstellung stimmt auch, wie wir gesehen haben, die Wachstumsintensität der Kerne und ihr Nukleolenreichtum völlig überein.

Wenn wir an dieser Stelle uns einen Augenblick Rechenschaft abgeben, wie sich überhaupt der Verwandtschaftsgrad der unter-

suchten Objekte zu ihren zytologischen Charakteren verhält, so finden wir, wie auch sonst, enge Beziehungen. Die Wespen, die Hummeln, die Ameisen, die Blattwespen erscheinen recht einheitlich bezüglich der akzessorischen Kerne und nachdem man viele Objekte studiert hat, wird man an einem einzigen Ei, vor allem auf jüngeren Stadien, die Gruppe erkennen können. Etwas weniger geschlossen stellen sich die Ichneumoniden dar, vor allem aber sind die Apiden eine Gruppe, die weitgehenden Unterschieden in dem Verhalten der akzessorischen Kerne Raum läßt. Man vergleiche Andrena, Sphecodes, Prosopis und Bombus. Ganz allgemein kann man sagen, daß mit der Verengerung des verwandten Kreises die Gleichheit im Zellgeschehen zunimmt. Die Hymenopteren-Eibildung gewinnt durch das so weit verbreitete Vorkommen der akzessorischen Kerne schon einen sehr einheitlichen Charakter, um einen Grad geschlossener sind die Eigenschaften der Unterfamilien, etwa der Vespiden oder Tenthrediniden, noch einförmiger die Verhältnisse innerhalb einer Gattung, zum Beispiel bei Bombus, wo ich eine Reihe von Arten vergleichen konnte, um erst innerhalb der Art eine völlige Einförmigkeit zu erlangen. Zelluläre Vorgänge beziehungsweise die hinter ihnen stehenden physiologischen Eigenschaften verhalten sich hier genau wie morphologische Charaktere und sind bei der Artbildung einem diesen parallelgehenden Wechsel unterworfen.

c) Ihre Degeneration.

Nachdem wir die akzessorischen Kerne bis auf den Höhepunkt ihrer Entfaltung begleitet haben, müssen wir uns mit ihrem weiteren Schicksal befassen. Allen ist gemeinsam, daß sie vor Ablauf der Eireifung degenerieren.

Nur in Ausnahmefällen trifft man die letzten Reste derselben noch, wenn der Eikern seine erste Reifespindel anlegt, die bei allen Hymenopteren wenigstens zu einem guten Teil noch vor der Besamung und Eiablage gebildet wird. Wir haben verschiedene Wege der Degeneration vorgefunden, selbst innerhalb ein und desselben Eies. Vielfach wurde sie eingeleitet durch eine Hyperchromasie des Kernes, der dann von einem stark färbbaren Balkenwerk oder von einzelnen Schollen erfüllt war; in anderen Fällen schwand umgekehrt das Chromatin fast völlig und die Nukleolen schienen dann nur noch aus Plastin zu bestehen, unter Umständen mit geringen chromatischen Einschlüssen, so zum Teil bei Andrena und sehr deutlich bei Ten-

thredo mesomelas, wo sich ganz das gleiche Verhalten im Eikern selbst fand. Bald ließen sich bei den stark färbbaren Kernchen alle Uebergänge zu zweifellosen Dotterkugeln finden, bald entschwanden die verblassenden Gebilde spurlos den Augen des Mikroskopikers. Mitunter kommt es zu einer Auflösung der Kernmembran, wie vor einer Teilung. Es handelt sich dann stets um Kerne mit oft recht regelmäßig geformten Chromatinbrocken, die so frei und schließlich aufgelöst werden.

Einen besonderen Typus stellt es dar, wenn in dem alternden Trophonukleus eine große Dotterkugel derart gebildet wird, daß Nukleoli und Kernmembran noch lange zu erkennen sind. Es handelt sich dann also lediglich um eine Metamorphose des Linins und Enchylems. Dieser Prozeß tritt nicht häufig ein, wir sind ihm nur bei Trogus begegnet, Govärts fand ihn bei seinem Objekt, einer Blattwespe, ebenfalls. Daß die Kernchen in Dotter übergehen, wurde natürlich auch schon von Loyez angenommen, die ja in ihnen nie etwas anderes als Dottervorstufen gesehen hat.

d) Ihre Funktion.

Da die ganze Erscheinung also nur vergänglicher Natur ist und sich lediglich auf die Eibildung beschränkt, müssen wir auch ihre Bedeutung in deren Rahmen suchen. Es ist nicht anzunehmen, daß die Erzeugung der Trophonuklei nur auf die Stoffe abzielt, die bei ihrer Degeneration dem Eiplasma einverleibt werden. Wenn zu dieser Zeit die Eizelle wie eine riesige Phagocyte funktioniert, so stellt dies nur die letzte Ausnützung einer nun überflüssigen Struktur dar und ist so dem häufigen Fressen der Nährzellen nach deren Erschöpfung direkt vergleichbar. Wie aber deren vornehmste Bedeutung in ihrer vorangehenden Funktionsperiode liegt, so auch bei den akzessorischen Kernen. Daß es sich bei deren Bildung nicht etwa um eine nebensächliche Erscheinungsform einer Kernreinigung handelt, wie offenbar Henneguy es will, damit wird, glaube ich, jedermann übereinstimmen. Es liegt vielmehr sicher eine für das Ei hochwichtige Einrichtung vor, denn nachdem wir mit Sicherheit die völlige Identität der Struktur der akzessorischen Kerne mit dem jeweiligen Eikern nachgewiesen, müssen wir auch weiterhin schließen, daß sie die gleichen Dinge für das Eiwachstum und die Dotterbildung leisten, wie der

Eikern selbst, dessen Chromosomen, wie wir gesehen haben, das Verhältnis nicht verschieben, da sie in hohem Grade untätig sind (vergleiche das nächste Kapitel hiezu). Daß die akzessorischen Kerne höchst aktive Dinge sind, geht aus ihrer großen Wachstums- und Vermehrungsfähigkeit mit Sicherheit hervor.

Wir wissen nun allerdings die Funktionen des Eikerns im Stoffwechsel der Eizelle nicht näher zu umschreiben, wohl aber seine große Bedeutung zu erhärten. Eindringlich geht sie aus dem Vergleich der Größenverhältnisse hervor, indem völlig selbständig wachsende Eier mächtige Eikerne besitzen, wie etwa das Echinodermenei, mit Hilfszellen versehene stark reduzierte (Insekten), eine Erscheinung, die gerade bei den Hymenopteren den Höhepunkt erreicht. So verhältnismäßig kleine Eikerne, wie sie ein Camponotus-, Bombus- oder Apis-Ei besitzt, werden kaum noch sonst vorkommen, und selbst die Kernplasmarelation der Blattwespeneier, die unter den Hymenopteren relativ die größten Kerne besitzen (von noch zu besprechenden Ausnahmen abgesehen), fällt, mit der eines Seeigel-Eies verglichen, noch sehr zuungunsten des Kernes aus. Das wird auf das beste eben dadurch erklärt, daß dem Hymenoptereneikern außer durch seine Nährzelleinrichtungen noch eine außerordentliche Entlastung durch die akzessorischen Kerne wird. Bei den großkernigen Blattwespen aber ist auch diese Entlastung eine etwas geringere, wir sehen die Trophonuklei viel später auftreten, sie bleiben im Verhältnis zum Eikern klein und sind im älteren Ei ziemlich spärlich verteilt.

Aus solchen Betrachtungen heraus erklärt sich auch, warum die große Einheitlichkeit in der Verbreitung der Trophonuklei innerhalb der Hymenopteren bei den Cynipiden und Chalcididen zum Teil gestört wird, wo dieselben, wie wir und andere gefunden, fehlen können. Es handelt sich dann um sehr kleine Eier mit relativ sehr gut entwickelten Kernen, die ausreichen, um den kleinen Bezirk zu beherrschen. Daß manche Formen sie besitzen, manche nicht, dürfen wir wohl, wie schon im speziellen Teil auseinandergesetzt wurde, als verschiedene Stufen der Rückbildung betrachten. Von großem Interesse wäre es, in anderen Gruppen Formen mit möglichst kleinen Eiern zu untersuchen, etwa unter den Ameisen, denn es scheint allgemein bei der Verkleinerung der Eizelle in einer Gruppe der Kern proportional größer zu bleiben.

Genaueres über die Rolle der akzessorischen Kerne auszusagen,

dürfte jedoch schwer sein. Daß sie eine Bedeutung für die Dotterproduktion besitzen, scheint aus ihrer ausgesprochenen Tendenz zur Eioberfläche hervorzugehen, wo sicherlich wichtige Umwandlungen der durch die Follikelzellen hereinsezernierten Stoffe vor sich gehen und stets neue Dotterkörnchen gebildet werden. In diesem Sinne sprechen auch die Fälle, in denen eine ganz auffallende Dotteranhäufung dicht an einzelnen akzessorischen Kernen sich fand, z. B. bei Camponotus.

e) Andere Fälle von Dezentralisation der Zelle.

Nicht selten scheint mir die Natur einen anderen Weg zur Erreichung eines ganz ähnlichen Zieles einzuschlagen, nämlich wenn sie amitotisch den ursprünglich einzigen Kern in viele zerlegt und diese Teilprodukte unter Umständen in großen Zellen sich weit zerstreuen läßt. Dann haben wir es natürlich nicht mit akzessorischen Kernen zu tun, sondern mit solchen, die Chromosomen führen, wenn es auch wahrscheinlich ist, daß diese hiebei nicht mehr gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt, sondern ohne jede Rücksicht zerlegt werden. Jedenfalls aber leiten sie sich stets unmittelbar durch Teilung oder Knospung von einem gemeinsamen Kern ab. Ein solcher Vorgang spielt sich in vielen Epithelien in abgeschwächtem Maße ab, indem nur zwei oder einige wenige Kerne gebildet werden (Mitteldarmepithel von Amphioxus, Zarnik 1905; Malpighische Gefäße, Schindler 1878; Follikelepithel der Hemipteren, Korschelt, Gross u. a.); in gesteigertem Grade aber z. B. in den Riesenzellen des Knochenmarks (Heidenhain), in der quergestreiften Muskulatur der Insekten, wo ganze Kernketten entstehen (Perez 1910), im Darmepithel von Mermis nach Rauter (1906), in dessen Zellen sich mindestens 10—15 Kerne finden, bei Angiostomum, wie ich eigenen Präparaten entnehme, und auch sonst bei Nematoden. Denn wahrscheinlich sind so auch die Nester von vielen kleinen Kernchen in der Seitenlinie von Ascaris zu erklären, die zweifellos nicht Degenerationszentren, sondern Bildungsherde darstellen; und bei den büschelförmigen Zellen, die sonst einkernig sind, erreicht Ascaris decipiens eine bessere Beherrschung des riesigen Gebildes, durch einfache Kernfragmentation (Nassonow 1900).

Diese Fälle sind wohl zu unterscheiden von einem Kernzerfall

infolge Erschöpfung der Zelle, vielmehr wird auf solche Weise eine ähnliche Dezentralisation der Zelle erreicht wie durch die Ausbildung der Trophonuklei; aber auch sonst kann man von einer weitgehenden Dezentralisation, sogar speziell in den Eizellen sprechen, bei der Strukturen in Frage kommen, die nicht nur funktionell, sondern auch genetisch mehr oder weniger verwandt sind.

Zunächst interessiert es uns natürlich, wie sich andere Insekten in diesem Punkt verhalten. Ueberschauen wir die Literatur, die übrigens bezüglich der feineren Vorgänge bei der Insekteneibildung keineswegs reich ist, so zeigt sich, daß die Hymenopteren fast völlig vereinzelt dazustehen scheinen. Für kein Orthopteron, Lepidopteron, Neuropteron oder Coleopteron findet sich eine Angabe. Dasselbe gilt für die Hemipteren, von denen ich die Eibildung vieler Formen anläßlich meiner Untersuchungen über die Symbiontenübertragung durchmusterte. Lediglich die Dipteren machen eine Ausnahme. Dabei denke ich nicht an die alte unverbürgte Angabe von Korschelt, sondern an Beobachtungen von Pantel, der 1913 gelegentlich einer Untersuchung, die andere Ziele hatte, auch auf „Blochmannsche Kerne" stieß. Nach seinen Abbildungen scheinen sie sicherlich bei Carcelia und Fausta, vielleicht auch bei Gymnosoma, Cyrtophlebia u. a. vorzukommen. Einzelheiten enthält die Arbeit aber leider nicht. Ferner konnte ich die akzessorischen Kerne in den Präparaten eines mit der Keimbahn von Chironomus beschäftigten Schülers auffinden; sie finden sich dicht um den sehr kleinen Eikern, jedoch nur kurze Zeit und scheinen, ganz im Gegensatz zu allen Hymenopteren, lange vor dem Ablauf des Eiwachstums wieder ganz zu schwinden [1]). Es ersteht hier die Aufgabe, die Verhältnisse der Dipteren bei möglichst vielen Formen zu untersuchen, ihre Verbreitung zu fixieren und mit den Dingen, wie sie bei Hymenopteren liegen, in Vergleich zu stellen.

Sehen wir uns nach Dingen nur verwandter Natur um, so sind dies in erster Linie wohl die Dotterkerne, soweit sie mit Recht diesen Namen tragen, d. h. dem Spinnentypus folgen. In neuerer Zeit sind diese etwas vernachlässigt worden, aber soviel scheint mir aus der Literatur doch hervorzugehen, daß sie ebenfalls die Eizelle

[1]) Die Untersuchung wurde inzwischen veröffentlicht: H. Sachtleben, Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus und besonderer Berücksichtigung der keimbahnbegleitenden Substanzen. München 1918. s. Taf. II. Fig. 23.

dezentralisierend — unter Umständen ja auch in der Vielzahl vorhanden — ganz oder zum Teil aus dem Chromatin sehr nahe verwandten Substanzen bestehen, ein Zentrum der Chromatinsynthese im Plasma darstellen und in ihrem Ursprung auf eine direkte oder mittelbare Beteiligung des Eikerns zurückgehen. Ich hoffe, in einer dieser Eistudien eine vergleichende Betrachtung der interessanten Dotterkernstrukturen der Myriapoden bringen zu können, die dann den Beziehungen zwischen ihnen und den akzessorischen Kernen weiter nachgehen wird. Die Angaben über außerordentlich an kleine Kerne erinnernde Gebilde im Zentrum oder sonst in der Nähe der Dotterkerne beziehen sich vielleicht auf den akzessorischen Kernen ähnliche Dinge (Munson, Balbiani).

Aber ich glaube, daß die Umbildung chromatischer Granula zu Kernen nicht notwendig einsetzen muß, um diese zu kernähnlichen Funktionen zu befähigen. Darauf bringt mich die Erscheinung, die wir mehrfach, besonders aber bei Tenthredo mesomelas beobachten konnten, daß die Vakuolenbildung und damit die Erzeugung einer Kernmembran und eines Kerngerüstes um den Chromatinnukleolus sehr verspätet einsetzte, der Nukleolus aber doch beträchtlich wuchs und seine Vermehrungstätigkeit bekundete, also sicher in einem aktiven Stadium sich befand. Es ist sehr gut denkbar, daß ein Hilfsapparat für den Eikern auf einer solchen Stufe der Entfaltung stehen bleibt, daß wir also gewissermaßen von akzessorischen Chromatinnukleolen im Plasma reden können. Solche Verhältnisse sind dann naturgemäß ungleich leichter zu übersehen, aber wenn ich mich nicht täusche, bin ich in meinen weiteren Untersuchungen bereits auf einen ähnlichen Fall gestoßen.

Endlich muß an dieser Stelle der Angaben gedacht werden, die Loyez über kernähnliche Strukturen im Eiplasma von Wirbeltieren gemacht hat. Sie beschreibt, daß beim Gecko und bei der Blindschleiche die sekretorische Tätigkeit der Follikelzellen zu stark färbbaren, außerordentlich kernähnlichen Gebilden mit Gerüst und Nukleolen führt, die entsprechend oberflächlich gelagert sind. Hiebei kann der Follikelzellkern völlig aufgelöst werden und die Zusammengehörigkeit des „Kernes“ mit diesem durch einen färbbaren, durch die Zona radiata austretenden Faden kenntlich gemacht werden. Sie nennt die Gebilde pseudonoyaux, leitet sie aber direkt vom Chromatin der Follikelzelle ab. Bei Vipera aspis läßt sie Chromatin-

teilchen aus dem Eikern austreten und bildet sie an dessen Oberfläche recht ähnlich jungen akzessorischen Kernen mit Membran ab. Diese Verhältnisse bedürfen einer eingehenden Prüfung; es ist wohl möglich, daß hier die Dinge ähnlich liegen, wie bei den Hymenopteren, jedoch die Rolle, die dort die Nährzellen spielen, hier von den Follikelzellen übernommen wird, die ja bei Reptilien außerordentlich entfaltet werden und zweifellos zu direktem Stofftransport in das Ei befähigt sind.

Aehnliches gilt vielleicht für merkwürdige Strukturen im Ei der Koniferen [1]). Es findet sich hier sehr weit verbreitet neben dem Eikern eine Unmenge höchst kernähnlicher Gebilde im Plasma, die bisher in der widersprechendsten Weise gedeutet wurden. Ganz ähnlich wie bei den akzessorischen Kernen ist die Meinung der einen, daß es sich um regelrechte Kerne handelt, der andern, daß es rein plasmatische Strukturen seien. Für den ersteren Fall hat man vor allem auch an die das Ei einhüllenden Makrosporenzellen als Lieferanten gedacht, ein Entscheid ist aber keineswegs getroffen worden. Ich habe im Frühjahr und Sommer 1916 eine Serie der Eibildung und ersten Embryonalentwicklung von Pinus silvestris gesammelt und mir eine genauere eigene Anschauung der auffallenden Strukturen verschafft. Die Aehnlichkeit mit unseren akzessorischen Kernen scheint mir jedoch keine allzu weitgehende zu sein; vor allem stellten sich die Bläschen bei Safranin-Lichtgrünfärbung als rein plasmatische Gebilde heraus. Nur minimale vielleicht chromatische Körnchen konnte ich in ihnen finden.

f) Chromosom und Chromatin.

Von beträchtlichem Interesse ist der Nachweis einer freien Kernbildung im Plasma noch für manche allgemeine Frage. Zunächst muß es auffallen, daß die Trophonuklei, wie immer sie auch entstanden sind, stets die gleiche Struktur bekommen, die des Eikernes, selbst dann, wenn ihr Ursprung in die Nährzelle zurückweist, der Mutterkern also ganz anders gebaut ist. Daraus geht mit Notwendigkeit hervor, daß ihre, wie die Struktur des Eikernes eine Funktion der chemi-

[1]) Herr Geheimrat Göbel hat mich in liebenswürdiger Weise auf diese Verhältnisse aufmerksam, Herr Professor Renner mit Präparaten davon bekannt gemacht.

schen Beschaffenheit des sie gemeinsam umgebenden Protoplasmas ist und daß dieses von Art zu Art ein verschiedenes ist, so daß wir im Bau des Eikernes einen Index gewinnen für Plasmadifferenzen, die mit allen unseren Hilfsmitteln nicht aufzudecken wären, von der modernen Eiweißforschung allerdings längst angenommen und auch von den Vererbungstheoretikern vielfach postuliert wurden.

Es ist dies keineswegs von vorneherein selbstverständlich, vielmehr könnte man daran denken, den verschiedenen Bau des Eikernes direkt von den Artunterschieden der Chromosomen abzuleiten, und wo sie eine tätigere Rolle im Eikern spielen, prägen sie ja auch dadurch dem Habitus des Kernes einen speziellen Charakter auf, aber die Entfaltung des Nukleolenapparates und die Beschaffenheit des Liningerüstes, indem sie trotzdem noch oft wie Fremdkörper eingebettet sind, wird man auch dann als nicht von ihnen beeinflußt ansehen dürfen, soweit es sich nicht gerade um Abschmelzungsnukleolen handelt. Zum gleichen Schluß kommt man, wenn man die somatischen Kerne betrachtet, in denen die Chromosomen einen so ungleich größeren Raumanteil haben. Trotz diesem wird die jeweilige Kernstruktur in den einzelnen Geweben ausschließlich durch die Funktion der Zelle, in erster Linie des Plasmas bestimmt, während keinerlei Einfluß der Chromosomen auf den Kernbau besteht.

Nun werden wir aber sogleich durch die akzessorischen Kerne erfahren, daß überhaupt die Fähigkeit, einen Kern in allen seinen Teilen (mit Membran, Gerüst und Nukleolen) aufzubauen, keineswegs an das Vorhandensein von organisierten Chromosomen gebunden ist, sondern lediglich an die chromatische Substanz als solche, also an jeden Chromatinnukleolus, so daß wir eine weitere Einschränkung der eigentlichen Chromosomeneigenschaften vornehmen müssen und immer deutlicher zutage tritt, wie diese für die Funktion der Zelle an sich bedeutungslos und lediglich generative, d. h. die Richtung der Funktion anzeigende Organelle sind.

Auf Grund meiner Beobachtungen und solcher Ueberlegungen kann ich es also in keiner Weise gut heißen, wenn Vejdovsky (1911—12) schreibt: „Sämtliche in dieser Schrift festgestellten Tatsachen bestätigen die Richtigkeit des von mir 1907 verfochtenen Standpunktes, daß die Nukleolen als Stoffwechselprodukte bei der Bildung, bzw. bei den Veränderungen der Chromosomen aufzufassen sind. Nicht die Kernsubstanzen im allgemeinen, sondern nur die

Chromosomen allein beteiligen sich an der Bildung der Nukleolen." Wir sind zu einem gerade entgegengesetzten Standpunkt durch die Natur der Trophonuklei geführt worden, ohne daß damit natürlich alle Wechselbeziehungen zwischen Chromosom und Eikern geleugnet werden. Soweit sie im Eikern bestehen, werden wir im nächsten Kapitel noch auf sie zurückkommen.

Vergleichen wir nun die Art, wie nach einer Mitose die Chromosomen den Kern rekonstruieren, oder wie die ebenfalls kompakten Spermaköpfe sich in den Vorkern wandeln, mit der Bildung eines Trophonukleus aus dem primären Chromatinkorn. Wir treffen dabei auf eine weitgehende Gleichheit beider Prozesse. Was zunächst den letzteren Fall betrifft, so bestehen zwei Möglichkeiten; entweder quillt der Spermakopf einfach auf, erhält dadurch eine lockere Struktur, der Vakuoleninhalt wird zum Enchylem, der übrige Teil geht in das Gerüst ein, in dem sich bescheidene Nukleoli entwickeln können. So liegen die Dinge zum Beispiel bei Ophryotrocha (K o r s c h e l t), bei Thalassema (G r i f f i n 1899) oder bei Unio (L i l l i e 1901); in andern Fällen aber entsteht um den Spermakopf eine Flüssigkeitsansammlung, die sich mit einer Membran umgibt, während sich ebenfalls in ihr das Chromatin lockert und in Bälde ein Kerngerüst geliefert wird. Als Beispiel führe ich die Befruchtung des Eies von Petromyzon an (H e r f o r t 1901), oder die von Gyrodactylus, wie sie G i l l e beschreibt (1914). In letzterem Falle liefert jedes Spermachromosom einen eigenen Kern, also einen Karyomeriten, indem es sich zunächst mit einer Vakuole umgibt, hierauf ohne sich zu lockern wesentlich heranwächst und zwischen ihm, das ganz nukleolenartig bleibt, und der Membran spontan ein feines Liningerüst sich bildet.

Aus diesen Beispielen geht schon hervor, daß die Kernbildung hier ganz ähnlich der der Trophonuklei abläuft, bei Gyrodactylus und überhaupt in der zweiten Gruppe sind die beiden Vorgänge völlig identisch, sogar eine amitotische Teilung der Karyomeriten kommt hier noch vor; die erste Gruppe aber deckt sich genau mit der intranuklearen Kernbildung aus Nukleolen; mußten schon bisher, angesichts der vielen berührenden Punkte, die Bildung von Kernen im Nährzellkern und im Plasma trotz ihrer Verschiedenheiten für identische Prozesse gehalten werden, so wird dies jetzt zur Gewißheit, wo wir sehen, daß bei der männlichen Vorkernbildung ebenfalls diese beiden Wege zum gleichen Ziel führen.

Auch bei der Rekonstruktion der Tochterkerne nach einer Mitose begegnet uns wieder die Erzeugung einer Flüssigkeitsansammlung um die Chromosomen, die diese alle in sich einschließen kann, oder zunächst an jedem von ihnen gesondert auftritt, so daß es zu einer mehr oder weniger langdauernden Karyomeritenbildung kommt. In letzterem Fall liegt die Flüssigkeitsansammlung gerne einseitig dem Chromosom an oder tritt bei V-förmigen Chromosomen im Winkel der Schenkel auf (Vejdovsky, Bonnevie, Nekrassoff u. a.). Nach Vejdovsky sollen diese hellen Bläschen nicht als Wasserentzug aus dem umgebenden Plasma gedeutet werden, sondern als mächtig quellende Plastingrundlage des Chromosoms. Von anderen Autoren wird dem aber widersprochen (Bonnevie, Gille); mir scheint, daß beides vorkommen und ineinander übergehen kann, denn wenn in einer Flüssigkeitsansammlung, wie es etwa die beim Gyrodactylusspermium ist, später ein Liningerüst sich niederschlägt, so geschieht das wohl auch auf Kosten des Plastins, das ja auch dort, wo der neue Kern durch ein spontanes Aufquellen entsteht, in das Liningerüst übergehen muß; wir haben schon einmal auf die sichtlich große Verwandtschaft beider Substanzen hingewiesen. Jedenfalls spielen sich bei der Rekonstruktion des Tochterkernes ebenso wie bei der männlichen Vorkernbildung chemische Prozesse ab, die denen bei der Trophonukleusentfaltung gleichen.

Das gleiche dürfen wir von vornherein in erhöhtem Maße von den Kernen annehmen, die sich bei Protozoen aus generativen Chromidien entfalten. Leider sind die Entwicklungsstadien der Kerne da oft so klein, daß sie nur wenige Einzelheiten erkennen lassen. Bei Arcella oder Euglypha wird daher nur die Verdichtung und Isolierung der Chromatinkörnchen besprochen, die hierauf heranzuwachsen befähigt sind, Goldschmidt beschreibt bei seinen Mastigamöben, daß die Chromidialkörner lediglich etwas aufquellen, Borgert dagegen beschreibt genaue Einzelheiten für Aulacantha (1900), die uns wohl vertraut sind. Die einzelnen zunächst nackt im Plasma liegenden Chromatinpartikelchen, die vorher im polyenergiden Kern vereinigt waren, besitzen rundliche oder hufeisenförmige Gestalt und sind mit den „Chromosomen“ des Mutterkernes identisch, alsbald aber umgeben sie sich mit Vakuole und Membran, und erzeugen zwischen beiden ein feines Gerüst. Und ganz ähnlich läßt Häcker die Gametenkerne bei dem Tiefseeradiolar Oroscena

innerhalb des Kernes bilden[1]). Es liegen also bei der Kernbildung aus Idiochromidien ebenfalls die beiden Möglichkeiten vor, die wir bei der Vorkernbildung angetroffen und die Trophonukleusentstehung schließt sich auch an sie enge an.

In allen diesen Fällen laufen die gleichen Stoffwechselvorgänge zwischen Chromatin und Plasma ab, und es spielt hiebei keinerlei Rolle, ob dieses Chromatin an Chromosomen gebunden ist oder an Nukleolen. Hatten wir gefunden, daß der Habitus der speziellen Kernstruktur der Art nicht unter dem direkten Einfluß der Chromosomen steht, so wird dies nun noch durch die Erfahrung erweitert, daß auch bei der ersten Anlage der fundamentalen Kernteile nicht das organisierte Chromosom, sondern nur das Chromatin an sich eine Rolle spielt. Nicht die „Chromosomen" rekonstruieren den Kern, sondern das Chromatin, das den achromatischen Erbträgern aufgelagert ist (vgl. nächstes Kapitel).

Ein, wenn auch bescheidenes Licht vermögen die beigebrachten Beobachtungen auch auf die dunkle Frage nach der phylogenetischen Entwicklung des Kernes in der Zelle zu werfen. Sie zeigen uns, wie im Plasma völlig de novo durch Chromatinsynthese ein komplizierter Kern entstehen kann — die Vorgänge der Kernbildung aus Chromidien bei Protozoen führten dagegen ja immer wieder auf einen schon vorhandenen Kern zurück, der die ererbten gestaltenden Eigenschaften hat an das Chromidium weitergeben können — und was hier vor unseren Augen geschieht, konnte auch einmal in einem kernlosen Protoplasmaklümpchen geschehen sein. Dabei ist es sehr bemerkenswert, wie das jedesmal vom Trophonukleus durchlaufene Jugendstadium, in dem er nur aus einer Chromatinkugel und einer gerüstlosen, membranentbehrenden Flüssigkeitsvakuole besteht, bei niederen Organismen, Pilzen und Amöben, vielfach sehr ähnlich, als dauernde Einrichtung wiederkehrt. Natürlich bleibt noch die große Kluft zwischen akzessorischen Kernen und echten Metazoenkernen bestehen, das Fehlen beziehungsweise Vorhandensein von Chromosomen. Hier den Weg der Phylogenie zu rekonstruieren ist eine der obersten Aufgaben der Protozoencytologie, an die sie sich, trotz des großen Beobachtungsmaterials über die Varianten der Protozoenkerne und -mitosen, noch nicht recht herangewagt hat.

[1]) Man erinnere sich hiebei an die auffällige Parallelerscheinung, die hiezu die Bildung akzessorischer Kerne außerhalb und innerhalb des Kernes darstellt.

2. Die Chromosomen und Nukleolen während des Eiwachstums.

Es ist merkwürdig, daß über eine Frage, die der Untersuchung so geringe Schwierigkeiten bietet, wie die nach dem Verhalten der Chromosomen im wachsenden Eikern, so wenig Klarheit in der Literatur besteht. Wahrscheinlich ist dies darauf zurückzuführen, daß sehr häufig bei den Autoren, nachdem sie einen Fall genauer untersucht haben, nun das Bestreben erwacht, die übrigen Angaben im gleichen Sinne zu deuten, und daß sie dabei vergessen, daß hier sehr wohl die verschiedensten Wege verwirklicht sein können. Wir werden sogleich ein typisches Beispiel für eine solche übertriebene Bewertung spezieller Befunde kennen lernen.

Tatsächlich verhalten sich die Tetraden keineswegs zu dieser Zeit gleich, sondern man steht vor einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit. Wir möchten drei große Gruppen unterscheiden, die man wieder in Unterabteilungen auflösen könnte.

1. Es besteht eine morphologisch stets faßbare Kontinuität der einzelnen Tetraden während des gesamten Eiwachstums, wobei diese ziemlich gleichmäßig im Kernraum verteilt sein können oder die Neigung zeigen, sich nur in dessen Zentrum mehr oder weniger dicht zusammenzudrängen. Beide Varianten sind sehr häufig verwirklicht, die erstere zum Beispiel bei Piscicola (Jörgensen), Planarien (Schleip), Thysanozoon (Deton), Sagitta (Buchner), Pedicellina (Dublin), Selachiern (Rückert, Marechal), Crustazeen (Häcker, Schiller) und vielen anderen Tieren, die letztere vor allem bei allen Reptilien, bei Vögeln und Amphibien (Loyez und viele andere Autoren). In letzterem Fall kann die Zusammenballung außerordentlich weit gehen, so daß in den riesigen Kernen nur ein ganz kleiner Knäuel von Tetraden genau in der Mitte zu finden ist. Loyez hat uns von solchen Zuständen zahlreiche gute Bilder von den verschiedensten Objekten gegeben. Beide Unterabteilungen gehen völlig ineinander über, indem unter Umständen die Konzentration der Tetraden nur spät einsetzt, oder eine mehr oder weniger intensive ist.

2. Das Bestreben der Tetraden, sich zu nähern und vom übrigen Kern abzusondern, kann so weit gehen, daß sie völlig miteinander verschmelzen, und nicht mehr gesondert zu beobachten sind, sondern in extremen Fällen ein ganz nukleolenähnliches Gebilde darstellen. Diese Gruppe kann natürlich wieder sehr wohl durch Ueber-

gänge mit 1 b verknüpft sein. In sie gehören fast alle Hymenopteren. Wir haben bei den von uns untersuchten Tieren immer wieder gefunden, daß die Tetraden nach dem Bukettstadium schon die Tendenz, zu verkleben, zeigen und daß diese zu verschiedenartigen Chromosomenverklumpungen führte. Es war das bei Solenius, bei Andrena, Prosopis, Alexeter, bei den Tenthredoarten und bei Allantus der Fall. Stets ging der Prozeß so weit, daß die Individualität des einzelnen Chromosoms nicht mehr erkennbar war; man erinnere sich daran, ein wie kleines, unscheinbares Gebilde schließlich sämtliche Tetraden enthielt. Der Körper, der so entsteht, konnte kompakt sein, oder ein ziemlich grobes Maschenwerk zeigen.

Stets konnten wir einen Reaktionsumschwung der Tetraden beobachten, die während des Bukettstadiums noch chromatisch sich färbend, nach dessen Auflösung nur noch Plasmafarben annahmen („Oxychromatin"). Daher färbten sich auch jene „Chromosomennukleoli" wie echte Nukleolen. Bei der Regeneration der Tetraden aus ihnen heraus aber muß innerhalb der oxychromatischen Masse Basichromatin gebildet werden. Dabei geht, wie wir bei Andrena feststellen konnten, nur ein Teil des Körpers in die Reifeteilungschromosomen ein, die von dem Rest umhüllt werden.

Eine solche Chromosomenverschmelzung ist schon mehrfach beobachtet worden, in einwandfreier Weise, soweit ich sehe, zum erstenmal von Jörgensen für Nephelis (1908). Er beschreibt hier einen Prozeß, der sich bis in manche Einzelheit hinein mit dem deckt, was wir bei Tenthredo albicornis fanden. Ferner gehören hierher die Angaben Jordans über Cumingia (1910) und die von Vejdovsky über Gordius (1911—12). Letzterer glaubt allerdings, damit etwas ganz Neues gefunden zu haben. Die Tetraden werden hier in einen völlig kompakten runden Körper vereinigt, aus dem sie erst unmittelbar vor der Spindelbildung wieder hervorkommen. Vejdovsky glaubt nun aber, daß dies überall so sein müsse und was anders lautet, wird entweder auf wertlose Beobachtungen zurückgeführt oder allzu gewaltsam umgedeutet. Ersteres gilt zum Beispiel für meine Angaben über dies Verhältnis der Tetraden im Gryllus-Ei, von denen ich beschrieb, wie sie jede für sich verblassen und sich im Kern völlig auflösen. Diese Beobachtungen sind inzwischen von Jörgensen völlig bestätigt worden und jedermann kann sie an dem leicht zugänglichen Objekt nachprüfen. Vejdovsky aber schreibt über den Fall einfach: „Buch-

ners Angaben und bildliche Darstellung der ganzen Reifungsperiode der Gryllus-Eier sind ganz wertlos, obwohl die Nachprüfung der Eibildung des genannten Orthopterenvertreters, die bei Diestramena festgestellte Bildung des Innenkerns (so glaubt Vejdovsky eine Zusammenballung der Tetraden im Kern nennen zu müssen) über jeden Zweifel bestätigen müßte.“ Und weiter unten: „Die Abbildungen entsprechen ganz dieser jeden Vertrauens entbehrenden Darstellung.“ Tadelnde Ausdrücke, wenn sie auch noch so unverfroren gewählt sind, und zuversichtliche Prophezeiungen sind aber keine Argumente; Vejdovsky möge sich die Ovogenese von Gryllus lieber einmal ansehen und mir hier den „Innenkern“ zeigen, dann will ich gerne seiner „Entwertung“ beistimmen!

Bezüglich der Angaben des gleichen Verfassers über Diestramena bin ich meinerseits skeptisch. Hier soll nach der Konjugation der Chromosomen eine Trennung der achromatischen Grundsubstanz des Chromosoms von dem eigentlichen Chromosom stattfinden. Letztere soll sich zu einem Binnenkern zusammenballen. Und auf solche Weise will er auch die Verhältnisse bei den Selachiern und Fischen zurechtbiegen. Die „Lampenbürsten“ sind nicht mehr die eigentlichen Chromosomen, sondern nur deren achromatisches Substrat, die „Chromonemen der Mixochromosomen“ aber werden zurückgezogen, verklumpen jedoch hier nicht zur Bildung eines Innenkernes, sondern bleiben isoliert „und in einen nukleolusartigen Mantel eingehüllt, innerhalb dessen sich jedes Chromonema zum Chromosom differenziert, längsgespalten wird und schließlich in der Gestalt einer Dyade in Erscheinung tritt“. Die großangelegten Untersuchungen von Maréchal oder Loyez aber sind nach Vejdovskys strengem Urteil wertlos. Von der ersteren schreibt er, es ginge nichts positives über die Keimbläschenbildung aus ihr hervor! Die letztere zitiert er nicht. Lassen wir hier die Zukunft über Wert und Unwert Urteil fällen.

Vejdovskys Vorstellungen haben ihre Wurzel darin, daß er an einer chromatischen Kontinuität der Tetrade festhalten zu müssen glaubt, während eben tatsächlich dieselbe vorübergehend achromatisch und hierauf wieder chromatisch wird. Maréchal hat trotz Vejdovsky nachgewiesen, daß die blassen Lampenbürsten in die Reifeteilungschromosomen übergehen und bei Diestramena werden auch nach meiner Ueberzeugung die blassen Chromosomenzüge dieselben bilden.

Die dritte Gruppe endlich, die wir aufstellen möchten, umfaßt alle die Objekte, bei denen eine völlige Auflösung der Tetrade zwischen Bukettstadium und Reifeteilung eingeschaltet ist, die sich also dem normalen Verhalten der Chromosomen zwischen zwei Teilungen am meisten nähern. Zu ihr gehören die Patellen (Jörgensen), Paludina (Popoff), Fasciola (Schellenberg), Zoogonus (Goldschmidt, Wassermann), Brachycoelium (v. Kemnitz), Gryllus (Buchner) und andere. Natürlich können auch hier Uebergänge nicht zur Gruppe 2, aber zur Gruppe 1 angebahnt werden, indem die völlige Lösung des Tetradenbaues erst sehr spät einsetzt, oder unvollständig, so daß Knoten im Gerüst oder stellenweise schattenhafte Verdichtungen in demselben noch an die Tetradenindividuen erinnern können.

Ob dieser dritten Gruppe braucht man aber nicht Bedenken an der Individualitätshypothese der Chromosomen hegen, denn damit entsteht, wie ich schon öfter betonte, keine größere Schwierigkeit für diese, als in jedem Ruhekern.

Die Möglichkeit eines Zugrundegehens der alten Chromosomengeneration und einer Neubildung derselben aus einem Chromatinnukleolus aber möchte ich mit aller Bestimmtheit bestreiten. Von den Objekten abgesehen, die von Carnoy und Lebrun sowie Lubosch einer solchen hier aber nicht unwidersprochen gebliebenen Deutung angepaßt worden sind, müssen wir dies bezüglich der Echinodermen tun. Ich verweise auf den Nachweis der stets neben dem Nukleolus vorhandenen Tetraden, den ich bei Asterias glacialis führte (1912), auf den Rosens bezüglich Asterina (1913). Auch Jordan hat die Unabhängigkeit beider Strukturen bei einigen Echinodermen beschrieben (1910). Auf der anderen Seite aber stehen hier ältere, zum Teil auf R. Hertwig zurückgehende Angaben von Hartmann und Günther (für Asterias), sowie neuere von Jordan und vor allem Retzius. Letzterer beschrieb in recht anschaulicher Weise, wie bei Asterias rubens die Chromosomen erst während der Ausbildung der ersten Reifeteilung aus dem einzigen vorhandenen Nukleolus heraustreten. Es wäre sonderbar, wenn zwei so nahestehende Arten, wie Asterias rubens und glacialis sich hierin ganz verschieden verhielten. Ich verschaffte mir Material von Asterias rubens aus Helgoland und fand auch in ihm, wie ich es erwartete, stets die unverkennbaren Chromosomen unabhängig vom Nukleolus dem Liningerüst eingelagert. Die Ausbildung der

Reifeteilung aber konnte ich natürlich an meinem Material leider nicht studieren, aber da ich auch völlig ausgewachsene Eier beobachtete, kann ich nicht daran zweifeln, daß die von mir gesehenen Chromosomen in die Spindel eingehen und nicht etwa Teile des Nukleolus.

Ich sehe also keine andere Möglichkeit, als daß sich Retzius hier geirrt hat und durch dem Nukleolus häufig anklebende Tetraden und ebenfalls zu dieser Zeit — wenigstens bei Asterias glacialis — nicht selten abbröckelnde Teile des Nukleolus getäuscht worden ist. Die Darstellung von Retzius wurde natürlich allgemein als ein Beweis für die alten ähnlich lautenden Angaben genommen, Lubosch hat sich ihr in seinem Referat völlig angeschlossen, O. Hertwig sie in seine allgemeine Biologie aufgenommen, Vejdovsky natürlich sieht im Nukleolus hier seinen Innenkern und verallgemeinert gleich wieder so sehr, daß die kleinen Eier des sogenannten „Echinodermentypus" nach der Bezeichnung Häckers nach einem und demselben Plane gebaut sind, daß nämlich der sogenannte Hauptnukleolus den eigentlichen Innenkern, das heißt den Chromosomenknäuel im Dyadenstadium und zur ersten Reifeteilung vorbereitet, vorstellt. Ich ersuche Vejdovsky und den Leser, der sich in diesem Wirrwarr zurechtfinden will, hiezu die Planarienovogenese nach Schleip oder Gelei mit ihrem einzigen Nukleolus, die von einer wundervollen Einfachheit ist, anzusehen.

Welcher Art aber sind die tatsächlichen Beziehungen zwischen Chromosomen und Nukleolen? Als oberste Richtschnur bei der Beurteilung dieser Frage muß uns in diesem Zusammenhang die Erfahrung dienen, daß in den Trophonuklei, die keinerlei Chromosomen enthalten, genau die gleichen Nukleolenformen sich entfalten, wie im Eikern, der die Tetraden birgt. Wir haben hier durch die Gunst des Objektes ein herrliches Naturexperiment auf unsere Frage und dieses fällt, wie wir schon oben betonten, dahin aus, daß kein sehr inniges Abhängigkeitsverhältnis zwischen den beiden Strukturen bestehen kann. Von vornherein sprechen hiefür auch die vielen Fälle, in denen die Chromosomen völlig im wachsenden Eikern schwinden und die Nukleolen allein dem Untersucher oft in überwältigender Menge und Eindringlichkeit entgegentreten. Ich verweise auf nahezu die sämtlichen Objekte, die Jörgensen in seiner großen, vergleichenden Nukleolenuntersuchung studierte. Weiterhin die Tatsache, daß die färberische Reaktion beider eine

total verschiedene ist, was schon Loyez zu ähnlichen Schlüssen geführt hat. Die Einukleolen sind fast alle chromatischer Natur, höchstens zusammengesetzte Nukleolen, die Tetraden färben sich durchweg mit sauern Farbstoffen. Von einem einfachen Abstoßen von Tröpfchen, die dann als Nukleolen zu bezeichnen sind, kann also keine Rede bei ihnen sein, so sehr auch Eisenhämatoxylin-Präparate dies nahelegen. Auch bei den von uns untersuchten Tieren war es sehr oft so, daß die Nukleoli entweder dem Tetradenklumpen mit Vorliebe ansaßen oder den noch isolierten Tetraden. Man erinnere sich an Andrena, an die Blattwespen, an Bombus. Aber stets ergab eine entsprechende Doppelfärbung, daß dies nicht einfache Abschmelzungsnukleoli seien, sondern an dieser Stelle eine Chromatinsynthese stattfindet, von der wir nicht sagen können, wie sich bei ihr die oxychromatische Chromosomensubstanz beteiligt. Daß auf einer rein oxychromatischen Grundlage sich Basichromatin zu bilden vermag, darüber kann ja kein Zweifel bestehen, man erinnere sich nur daran, daß die Tetraden selbst ja wieder chromatisch werden müssen. Wir können zusammenfassend also nur sagen, daß die Chromatinnukleolen sich als in hohem Grad selbständige Strukturen bekunden, die aber unter Umständen topographische Beziehungen zu den achromatischen Chromosomen zeigen, die darauf schließen lassen, daß sie dort besonders günstige Verhältnisse für ihr Wachstum und ihre Vermehrung finden.

Dies steht in völligem Gegensatz zur Meinung Vejdovskys, daß „nicht die Kernsubstanzen im allgemeinen, sondern nur die Chromosomen allein sich an der Bildung der Nukleolen beteiligen", harmoniert dagegen mit Jörgensen, der schreibt: „Weder die Nukleolen mono-, noch die polynukleolärer Eikerne stehen in morphologischem Zusammenhang mit den Chromosomen" (1913). Er erklärt auch ausdrücklich noch, daß die Masse der Nukleolen unabhängig ist von der Masse der oxychromatischen Chromosomen.

Damit steht natürlich die Frage nach der Bedeutung der Einukleolen im engsten Zusammenhang. Bis vor kurzem schien darüber wenig Klarheit, selbst über die Grundfragen, zu herrschen. O. Hertwig schreibt noch in seiner „Allgemeinen Biologie" (1912), „daß unsere Kenntnisse in der Nukleolenfrage noch sehr mangelhafte sind, und daß hier ein Gebiet liegt, auf welchem durch planmäßige, ausgedehnte, vergleichende Untersuchungen eine bessere Grundlage für weitergehende allgemeine Schlüsse gewonnen

werden müssen", und daß „sich über die Rolle, welche die Nukleolen im Leben des Kernes spielen, zurzeit noch nichts Sicheres aussagen läßt. Wir wissen hierüber viel weniger als über die Rolle des Chromatins".

Tatsächlich stehen sich noch die beiden Meinungen schroff gegenüber, von denen die eine in den Einukleolen wertlose Abbauprodukte sieht, die andere sie für wertvolle, aktive Zellorganelle erklärt. Auf der einen Seite steht Häcker mit seiner Kernsekretionstheorie, die besagt, daß die Nukleolen als eine Art Exkret bei der Kerntätigkeit entstehen und wie in einer Speicherniere im Kern aufgestapelt werden, auch Heidenhain, der in „Plasma und Zelle" sagt, daß die Nukleolen „nach allen übrigen Umständen zu urteilen, lebloser Natur sind", und Vejdovsky, der alle Nukleolen als Stoffwechselprodukte nicht des Kernes, wie Häcker, sondern ausschließlich der Chromosomen ohne funktionelle Bedeutung ansieht; auf der anderen Jörgensen mit seiner gründlichen Untersuchung, die für die aktive Rolle der Nukleolen eintritt. Eine gewisse Mittelstellung nehmen die Autoren ein, die in ihnen Nukleinspeicher sehen (Carnoy und Lebrun, Korschelt (1895), R. Hertwig (1898), Maziarski u. a.), aus denen der Chromatinbedarf des Kernes gedeckt wird. Ich selbst habe mich schon früher auf die Seite Jörgensens gestellt und bin durch die vorliegende Untersuchung in meiner Auffassung nur bestärkt worden. Zu ihrer Begründung verweise ich, um mich nicht unnötig zu wiederholen, auf die Darlegungen dieses Autors (Zellenstudien I S. 103 ff.). Er hat schon auseinandergesetzt, wie die Strukturen der Nukleolen nur als die einer stark funktionierenden Substanz verständlich sind, daß sie nicht, wie es nach Häcker notwendig der Fall sein müßte, im alten Kern am zahlreichsten sind, sondern in hohem Maße verbraucht werden können, daß sie ihre Zusammensetzung im Laufe des Eiwachstums ändern, indem sie ihre starke Affinität zu basischen Farbstoffen verlieren und ihre Verdaulichkeit verändern. In manchen Punkten konnten wir diese Angaben auch im Hymenopterenovar wieder bestätigen, wir haben die Nukleolen vielfach schon auf recht frühen Stadien nahezu ganz oder zum Teil schwinden sehen, wir haben bei Arge beobachtet, wie der größte Teil der Nukleolen im alten Eikern achromatisch wurde, und haben noch ein weiteres, wichtiges Argument beibringen können, von dem Jörgensen noch nichts wissen konnte, indem die ganze Entfaltung der Trophonuklei ja in

letzter Linie auf nackte Nukleoli im Plasma zurückging, die zum Teil mannigfache Beziehungen zu denen im Eikern und Nährzellkern besaßen und endlich die Nukleolen im Kern bereits sich mit weitgehenden aufbauenden Fähigkeiten (Kernbildung) begabt erwiesen.

Diese Befunde, zusammen mit den Beobachtungen und Ueberlegungen Jörgensens haben mich bewogen, oben zu schreiben, daß bis vor kurzem wenig Klarheit über die Natur der Nukleolarsubstanz im Eikern bestand; für eine andere Theorie als die von ihrer bedeutsamen Aktivität scheint mir kein Raum mehr zu sein.

3. Die keimbahnbegleitenden Substanzen.

Mehrfach haben wir bei den untersuchten Formen die Entstehung eines besonderen Körpers am hinteren Eipol zu beobachten Gelegenheit gehabt, den wir in Analogie mit Bekanntem als in der Folge die Keimbahn begleitend ansprechen durften. Sichere Angaben über das Vorkommen eines solchen bei Hymenopteren besaßen wir bisher vor allem für eine Reihe von Chalcididen (die hervorragenden Untersuchungen Silvestris, die Mitteilungen von Hegner und Martin), dann für eine Gallwespe (Diastrophus nebulosus; Hegner 1915); nach älteren Angaben von Weismann (1882) und neueren von Magnus (1914) ist zu dieser auch Rhodites zu gesellen, für Camponotus lag die Vermutung nahe, nachdem Tanquary (1913) im abgelegten Ei an der entsprechenden Stelle einen scharf umschriebenen Körper beobachtet, den er irrtümlicherweise für einen Furchungskern hielt, der aber während der Blastodermbildung erhalten bleibt, sich lediglich lockert und in der Folge einem Zellhäufchen Platz macht, die nur als Urgeschlechtszellen angesprochen werden können. Hegner hat 1915 die Angaben auch so gedeutet, aber vergeblich im Laufe der Eibildung nach dem Gebilde gesucht. Vom Ichneumoniden-Ei endlich gibt Stuhlmann schon 1886 an, daß ein „Dotterkern" am hinteren Eipol zu finden sei (Anomalum circumflexum und Lampronota spec.[?]), der anfangs ein undeutlich verwaschenes Gebilde darstellt, später scharf umschrieben wird.

Aus unserer Untersuchung hat sich ergeben, daß einmal der Camponotus-Keimbahnkörper sehr wohl schon im jungen Ei sich anlegt, daß weiterhin der „Dotterkern" der Ichneumoniden,

wie ihn Stuhlmann beschrieben, unter die Keimbahnkörper einzureihen ist, und daß als weitere damit versehene Gruppe die Blattwespen anzugliedern sind. Daraus, daß dieser Kreis also ein immer größerer wird, darf aber keineswegs geschlossen werden, daß alle Hymenopteren-Eier etwa die Struktur besitzen; wir konnten sie weder bei Hummeln, Wespen, Andrena, Osmia, noch bei verwandten Ameisen finden, auch andere Gallwespen (z. B. Biorhiza) entbehren sie nach unseren Befunden sicher; auch Hegner, der sie bei Diastrophus auffand, gibt ausdrücklich an, daß sie bei Andricus punctatus fehlt. Nach allen Untersuchungen entbehrt sie auch die Biene. Für die Beurteilung der Bedeutung wird dies stets einen der wichtigsten Anhaltspunkte darstellen müssen.

Nur in Kürze sei noch hinzugefügt, daß das gleiche lückenhafte Bild der Verbreitung sich bietet, wenn man die großen Gruppen der Insekten daraufhin prüft. Bei den Hymenopteren ist der Körper häufig, ebenso bei den Dipteren (z. B. Chironomus, Calliphora, Simulia, Musca, Lucilia, Miastor), für die Coleopteren ist er bis jetzt nur für Chrysomeliden nachgewiesen, Orthopteren, Lepidopteren und Hemipteren fehlt er offenbar ganz. Angaben über Phryganiden sind noch unsicher. In anderen Tiergruppen sind keimbahnbegleitende Körper im Ei nachgewiesen worden bei Sagitta (Elpatiewsky, Buchner, Stevens) und bei Crustaceen, nämlich Copepoden (Häcker, Amma) und Cladoceren (Weismann und Ishikawa, Kühn), sonst nirgends mit Sicherheit.

Da wir eine Anzahl Beobachtungen über die Entstehung des Körpers machen konnten, so interessiert uns hier in erster Linie die Meinung der Autoren. Wenn man die Angaben derselben einfach hinnimmt, kommt man zu einer großen Mannigfaltigkeit der Genese. Eine selbständige Differenzierung des Eiplasmas, besonderen Dotter, Reste eines Nährzellsekretes, degenerierende Nährzellen, den ausgestoßenen Nukleolus des Eikernes und gar einen ganzen degenerierenden Eikern sollte der Körper darstellen. Zwei dieser Möglichkeiten erledigen sich von selbst. Die letzte wurde von Hegner (1914) angegeben, der sich bei Capidosoma vorstellte, daß zwei Eier verschmelzen und der Kern des einen degeneriere. Silvestri hat das Irrige daran alsbald festgestellt (1914) und Hegner gibt jetzt selbst zu, daß er durch eine mangelhafte Seriierung seiner Schnittbilder dazu verleitet worden war. Aber auch die Meinung Silvestris (1906—08), daß der Einukleolus in dem Keimbahn-

körper persistiere, kann nicht aufrecht erhalten werden. Ich habe dies schon 1910 betont und bin nach wie vor der Meinung. Die Entstehungsart, die wir in dieser Untersuchung beschreiben konnten, beweist aufs Eindeutigste die Berechtigung dieser Anschauung. Bildet sich ja der Körper lange vor der Auflösung des Eikerns durch Apposition von Granulis und wird erst sekundär dichter und schärfer konturiert. Zu allem Ueberfluß ist er unter Umständen viel größer als der ganze Eikern.

Für Sagitta habe ich nun 1910 die merkwürdige Einrichtung beschrieben, daß eine ganze kleine Zelle in das heranwachsende Ei einbezogen wird, hier degeneriert und das Material für den Keimbahnkörper liefert. Von Elpatiewsky und Stevens wurden die genetischen Beziehungen beider Dinge, die ja auf den ersten Blick recht unwahrscheinlich scheinen, entschieden in Abrede gestellt. Im gleichen Sinne deutete ich bereits damals die Angaben von Weismann und Ishikawa über den „Parakopulationskern" der Cladoceren, der nach ihrer Auffassung vom Eikern gebildet wird. Die alten, nicht beachteten Angaben gewannen so wieder Interesse und zu meiner Freude konnte Kühn in seiner Untersuchung über die determinierte Furchung der Sommereier von Polyphemus (1911, 1913) meine Darstellung der Cladocerenkeimbahn vollkommen bestätigen. Auch hier ist es meist eine, seltener alle drei, Nährzellen, die, nachdem sie als Drüsenzellen ausgedient haben, in das Eiplasma einbezogen werden und die Degeneration erleidend das Urgeschlechtsplasma mit von ihnen stammenden Granulationen füllen. Nachdem meine Voraussagung so völlig eingetroffen ist, kann also kein Zweifel mehr bestehen, daß es einen solchen Typus der Genese der Keimbahnkörper gibt.

Schon in meiner Sagittenuntersuchung habe ich dann gesucht, die Möglichkeiten, die für die Entstehung derselben bei den Insekten gegeben sind, an dem neu gewonnenen Gesichtspunkt zu messen und die Vermutung ausgesprochen, daß auch hier fremde Zellen, Nährzellen oder Follikelzellen, die ausschlaggebende Rolle spielen. Auch diese Vermutung hat sich bis jetzt bestätigt. Im gleichen Jahre schon äußerte unabhängig von mir Wieman die Ansicht, daß bei Chrysomeliden die keimbahnbegleitende Substanz als ein Teil des Nährzellsekretes anzusehen ist, das sich im Gegensatz zu dem übrigen nicht weiter verändert und die vorliegende Untersuchung hat weitere Belege erbracht; der Ort, an dem die Körper entstehen,

stellt ganz allgemein einen Stauungspunkt für Substanzen dar, die vom animalen Eipol herkommen; auch die die akzessorischen Kerne ergebenden Sekretgranula sammeln sich bei vielen Objekten ebenfalls an dieser Stelle. Die Form des heranwachsenden Körpers, hinten abgeschlossen, nach vorne sich öffnend, gibt an, von wo die Granula kommen, die ihn aufbauen; und dieser Weg wird unter Umständen noch verdeutlicht durch eine stark färbbare Bahn, die vom Nährzellpol ausgehend, genau in den sich bildenden Keimbahnkörper einmündet. So lagen die Dinge bei Camponotus und den Ichneumoniden. Entgegen Wieman handelt es sich aber sichtlich um ein spezifisches Sekret, das sonst im Ei nicht seinesgleichen hat. Bei den Blattwespen lagen die Verhältnisse etwas anders. Z. B. fand sich bei Tenthredo mesomelas zunächst, schon im ziemlich jungen Ei, eine große Granulawolke, die erst allmählich sich verdichtete und schließlich auch in einen grobschwammigen Körper einging, der sich kegelförmig mit seiner Spitze in das Eiinnere erstreckte. Auch bei Tenthredo mesomelas, Allantus und Arge pagana fand ich einen ganz ähnlich strukturierten, aber später entstehenden und etwas anders geformten Körper.

Ich habe mich nun bemüht, auch bei den Dipteren einigen Einblick in die Art, wie die polaren Granulationen beziehungsweise kompakten Körper entstehen, zu gewinnen. Ueber die Resultate, die ich an Asphondilia und Chironomus gewonnen, habe ich in meinem Praktikum der Zellenlehre bereits kurz berichtet. In jungen Asphondilia-Eiern entsteht im Ei ein spezifisches stark färbbares Protoplasma als Brücke zwischen dem hier sehr tief in das Ei einbezogenen Nährzellkomplex und der hinteren Begrenzung. Mit dem weiteren Wachstum des Eies zerreißt dieses, der hinten gelegene Teil geht in den Keimbahnkörper über, der vordere haftet, durch das Plasma des wachsenden Eies immer mehr getrennt, noch lange an den Nährzellen. Es handelt sich also wiederum um einen deutlichen Sekretionsvorgang der letzteren.

Bei Chironomus ist die Feststellung der ersten Anlage nicht ganz einfach. Ging sie bei Camponotus, den Ichneumoniden, Blattwespen und Asphondilia sehr frühzeitig vor sich, so ist hier das Umgekehrte der Fall. Erst wenn das Ei schon sehr reich an Dotter ist, treten am hinteren Pol schwach färbbare Plasmainseln auf, die sich allmählich verdichten und zu dem merkwürdig gestalteten stark färbbaren Körper werden. Da gleichzeitig das Plasma der einen

großen, dem Ei beigegebenen Nährzelle in dieses einplatzt und in ähnlichen Inseln sich besonders in der Längsachse des Eies verteilt, liegt die Annahme nahe, die beschriebene erste Anlage auf einen Teil dieses fremdzelligen Plasmas zurückzuführen; dann würden wir als Entstehungsmöglichkeiten kennen: Aufnahme einer ganzen degenerierenden Nähr- oder Hilfszelle [1]), eines Teiles vom Plasma einer Nährzelle, eines besonderen Nährzellsekretes.

Die mangelhaften Angaben über die Entstehung des Körpers bei Chalcididen und Gallwespen von Hegner würden dem nicht widersprechen, die Wiemans sehr wohl dazu passen.

Der Modus der Anlage des Keimbahnkörpers würde also in allen den Varianten wiederkehren, die wir auch bezüglich der gewöhnlichen Funktionsweisen von den Nährzellen längst kennen. Die Vermutung, die ich früher geäußert, es könne auch der Follikel sich beteiligen, scheint mir nicht mehr wahrscheinlich. Dagegen möchte ich keineswegs ablehnen, daß gelegentlich auch das Ei völlig aus sich heraus eine Struktur von solcher Bedeutung schafft. Häufig wird der Fall aber auf keinen Fall sein, bisher kennen wir keinen mit Sicherheit, denn die Angaben Häckers und Ammas für Cyclops, die zunächst für einen solchen sprechen, scheinen doch bezüglich des ersten Auftretens der Granulationen noch der Ergänzung bedürftig zu sein. Es wäre recht merkwürdig, wenn die Verhältnisse bei den Copepoden nicht in eine engere Uebereinstimmung mit den bei Cladoceren gefundenen zu bringen wären.

Dazu kommt noch, daß überhaupt eine ähnliche Determination der Urgeschlechtszellen noch bei keinem Objekt mit Sicherheit hat nachgewiesen werden können, das solcher alimentären Einrichtung im engeren Sinne bei seiner Eibildung entbehren würde (Anneliden, Mollusken z. B.), und daß ja auch die Insekten ohne Nährzellen (Orthopteren, Neuropteren) eines Keimbahnkörpers entbehren, selbst dann, wenn, wie bei den primitiven Apterygoden, die Keimzellen außerordentlich früh, mit der Bildung des Blastoderms, auftreten (Philiptschenko, 1912).

Die Frage nach der Bedeutung hier eingehender zu erörtern, liegt mir ferne. Ihn einfach als keimbahnbestimmend zu bezeichnen, geht sicher nicht an, schon 1910 schrieb ich: „Tragen diese keimbahn-

[1]) Die fragliche Zelle bei Sagitta kann man kaum mit den Nährzellen der Würmer, Insekten und Krebse vergleichen, weshalb ich es hier vorziehe, von einer Hilfszelle zu sprechen.

begleitenden Substanzen spezifische Fähigkeiten in sich, die die Bildung oder die Funktion der Fortpflanzungsprodukte erst ermöglichen, oder haben sie eine sekundäre Bedeutung? Wir sind zur letzteren Auffassung gelangt und glauben, daß es lediglich trophische Aeußerungen sind, die von ihnen ausgehen" (S. 281). Auch Kühn hat 1912 an eine solche Möglichkeit gedacht, wenn er schreibt: „Vielleicht aber ist das ihn umgebende Eiplasma auch durch andere Bedingungen schon geprägt, und er (der Keimbahnkörper) wird bei der Entfaltung der Anlagen jenes Blastomers nur verwendet als ein zwar notwendiges, aber keineswegs erst die besondere Natur der Anlagen bestimmendes Material." Ich meine, daß schon die Tatsache, daß so ganz nahestehende Verwandte eine sichtbare Struktur entbehren können und doch ihre Gonaden ebenso entwickeln, unbedingt in diesem Sinne spricht.

In meinem Praktikum der Zellenlehre habe ich dann betont, daß einem Verständnis der Funktion der Keimbahnkörper vor allem auch die Einsicht zugrunde liegen muß, daß die Determination der Keimbahn nur ein Spezialfall aus dem großen Gebiet der „Keimbezirke" im Ei ist. Hier aber sind wir auch zu der Erkenntnis gelangt, daß morphologisch nicht in die Erscheinung tretende Eigenschaften des Plasmas die bestimmenden sind und nicht die mannigfachen Einlagerungen. Auch Hegner weist auf dieses Ergebnis der Untersuchungen von Lillie, Morgan, Conklin usw. hin (1914).

Die unbekannte Funktion der Substanzen setzt also erst ein, wenn die Geschlechtszellen bereits vom Soma abgeschieden sind. Dafür spricht, daß die Keimbahnkörper, soweit sie kompakt sind, dann erst zerfallen und sich innig mit dem Plasma mischen, ferner die Tatsache, daß sie in der jungen Keimdrüse nicht nur persistieren, sondern ihre Substanz beträchtlich vermehren können. Dies scheint schon aus den Angaben Silvestris für Litomastix hervorzugehen und ergab sich auch für Chironomus bei einer im Münchener Institut gemachten noch nicht abgeschlossenen Untersuchung [1]).

Eine nähere Umschreibung der Einwirkung auf die Spermato- und Ovogonien ist zur Zeit unmöglich, auch wissen wir nichts darüber, ob und wie die Substanzen noch in Ovocyten und Spermatocyten

[1]) Die inzwischen erschienene Arbeit (Sachtleben 1918) zieht aus eigenen Befunden und der Literatur entsprechende Schlüsse.

eine Rolle spielen; die Möglichkeiten, die ich bei Sagitta hier im Auge hatte, scheinen mir heute nicht mehr wahrscheinlich. Diese Periode ist vor allem bei den in Frage kommenden Objekten noch viel eingehender zu untersuchen, nachdem wir über die Entstehungsweise der Substanz nun einigermaßen unterrichtet sind.

4. Einige Leitsätze.

1. In der Eizelle der Hymenopteren sind in der Regel neben dem Chromosomen führenden Kern akzessorische Kerne vorhanden.

2. Die akzessorischen Kerne enthalten keine Chromosomen, im übrigen gleichen sie dem Hauptkern, indem sie mit Liningerüst, Nukleolen, Enchylem und Membran versehen sind.

3. Die akzessorischen Kerne wiederholen auch die Arteigentümlichkeiten des Eikerns jeweils auf das genaueste.

4. Sie entstehen ohne direkte Anteilnahme (Knospung) des Eikerns.

5. Sie besitzen selbst die Fähigkeit des Wachstums, der Ortsveränderung, der direkten Teilung und der Knospung.

6. Eine Mitose auszuführen sind sie nicht befähigt.

7. Die akzessorischen Kerne sind auf anfangs nakt im Plasma liegende Chromatingranula zurückzuführen. Um diese herum entwickelt sich Enchylem, Membran und Gerüst, während sie selbst zu den Nukleolen des akzessorischen Kernes werden.

8. Diese Granula entstehen entweder in enger topographischer Beziehung zum Hauptkern oder fern von ihm im Eiplasma, häufig auch in den Nährzellen, von denen sie dann in das Ei übertreten. Bei einem Objekt ist meist beides gleichzeitig verwirklicht.

9. Unter Umständen setzt die Bildung akzessorischer Kerne aus diesen Granulis sogar schon verfrüht im Nährzellplasma ein.

10. Es besteht eine enge Beziehung der in Kernnähe auftauchenden Granula zu den Chromatinnukleolen in diesem. Ob jedoch ein direkter Chromatinaustritt vorkommt, oder der Zusammenhang zwischen beiden Strukturen nur durch eine Art „farbloser Chromidien“ hergestellt wird, kann nicht entschieden werden.

11. Die engen Beziehungen werden, abgesehen von der bevorzugten Lage um den Kern, erhärtet durch einen dem Auftreten der akzessorischen Kerne parallelgehenden Schwund der Chromatinnukleolen im Eikern.

12. Ferner dadurch, daß Chromatinnukleolen schon im Nährzellkern, gelegentlich auch im Eikern und im akzessorischen Kern sich zu regelrechten Kernen entwickeln können (polyenergide Metazoenkerne).

13. Die kernbildenden Granula, die nicht als Nährzellprodukt anzusehen sind, oder am Eikern entstehen, bilden sich völlig neu im Plasma; es gibt also eine Chromatinsynthese in diesem.

14. Die Entfaltung der jeweils charakteristischen Struktur der akzessorischen Kerne geschieht unabhängig von dem Entstehungsort stets in der gleichen Weise; sie ist als eine Folge des spezifischen Eiplasmas anzusehen, dessen Einwirkung auch der jeweilige Habitus des Eikernes unterliegt.

15. Es sind nicht die Chromosomen, die das Kernbild bedingen. Chromosomen sind auch zur Bildung eines Metazoenkernes nicht unumgänglich nötig, sondern lediglich Chromatin.

16. Chromosomen und Nukleolen sind in der Eizelle in hohem Grade unabhängig voneinander. Bei den Hymenopteren ballen sich die Tetraden sogar fast immer zu einem dichten, unter Umständen ganz nukleolenähnlichen, oxychromatischen Körper zusammen.

17. Die akzessorischen Kerne degenerieren vor der 1. Reifeteilung in der mannigfachsten Weise.

18. Sie stellen eine Hilfseinrichtung für das Ei dar, das durch sie in weitgehendem Maße dezentralisiert wird. Sie spielen für das Eiwachstum und die Dotterbildung die gleiche Rolle, wie der Eikern (Trophonuklei).

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung auf der Höhe des Objektes gezeichnet (Zeiss, hom. Imm. 12 mm, Oc. 8) und geben, wo nichts anderes bemerkt ist, mit Eisenhämatoxylin gefärbte Präparate wieder.

Taf. 1.

Entwicklung der Nährzellen bei Solenius vagus L.

Fig. 1—10. Jüngere Nährzellen vor der Umformung der Nukleolen zu kernähnlichen Gebilden.

Fig. 11. Einige Nukleolen abgerundet.

Fig. 12. Fortschreitende Entwicklung der Nukleolen zu kernähnlichen Gebilden. Ein kleiner Kern liegt im Plasma.

Fig. 13—16. Bildung zahlreicher kernähnlicher Gebilde im Kern und Auftreten wechselnd zahlreicher und verschieden großer Kerne

im Plasma. Die letzteren sind vielfach aus einigen Schnitten in eine Ebene verlegt worden.

Taf. 2.

Entwicklung des Eies von Solenius vagus L.

Fig. 1—5. Junge Eier, zum Teil mit Nährzellen, vor der Bildung der akzessorischen Kerne.

Fig. 6. Erstes Auftreten der akzessorischen Kerne durch Umwandlung des Nährzellsekretes.

Fig. 7. Fortschreitende Bildung der akzessorischen Kerne.

Fig. 8, 9. Oberer und unterer Teil eines etwas älteren Eies.

Fig. 10—12. Vermehrung und Wachstum der akzessorischen Kerne während der Dotterbildung.

Fig. 13. Randstück des Eies von Fig. 12.

Taf. 3.

Entwicklung des Eies von Andrena spec.

Fig. 1—4. Junge Eier vor der Entstehung der akzessorischen Kerne.

Fig. 5. Ei mit jungen akzessorischen Kernen.

Fig. 6. Etwas älteres Ei, die Bildung akzessorischer Kerne am Eikern.

Fig. 7, 8. Eikern mit Umgebung und hinterer Pol eines nächstälteren Eies.

Fig. 9—12. Ausschnitte aus älteren Eiern mit erschöpften Eikernen.

Fig. 10 und 12. Randpartien, teils mit sehr jungen, teils mit degenerierenden Trophonuklei.

Fig. 13—17. Entwicklung des Eikerns, der mit der Bildung von akzessorischen Kernen parallel gehende Schwund der Nukleolarsubstanz.

Taf. 4.

Entwicklung des Eies und der Nährzellen bei Bombus agrorum.

Fig. 1—9. Aus einer Eiröhre stammend (Safranin-Lichtgrünfärbung nach Benda fix.).

Fig. 1, 2. Junge Ovocyten mit einigen der dazu gehörigen Nährzellen.

Fig. 3. Nächst älteres Ei der Eiröhre.

Fig. 4, 5. Zu dem Ei der Fig. 3 gehörige Nährzellen, Fig. 4 in Einähe, Fig. 5 in Eiferne.

Fig. 6. Etwas älteres Ei, die fortschreitende Zerstäubung des Fettes zeigend.

Fig. 7. Dazugehörige Nährzelle.

Fig. 8. Aelteres Ei mit dazugehöriger Nährzelle.

Fig. 9. Zum gleichen Ei gehörige Nährzelle, von diesem jedoch weiter entfernt.

Fig. 10. Junges Ei, fettarm, aber reich an safraninophilen Körnern.

Fig. 11. Drei Kerne ebenso alter Ovocyten. Nur Membran und Nukleolen gezeichnet.

Fig. 12. Junges Ei mit ringförmigem Einschluß.

Fig. 13. Ei, mit der Bildung der akzessorischen Kerne beginnend.

Fig. 14. Aeltere Nährzelle, noch vor der Lappung des Kernes, mit viel Fett und safraninophilen Granulis.

Taf. 5.

Entwicklung des Eies und der Nährzellen bei Camponotus.

Fig. 1. Ovogonien in Teilung.
Fig. 2. Jüngste Ovocyten.
Fig. 3. Ovocyten im Leptotänstadium. Eizelle stärker gewachsen als Nährzellen.
Fig. 4. Pachytänes Stadium. Differenz zwischen Ei- und Nährzellen gesteigert.
Fig. 5. Ein junger Ei-Nährverband. Basichromatische Tröpfchen im Plasma. Pilze im Follikel.
Fig. 6. Erstes Auftreten der akzessorischen Kerne um den Eikern. Beginn der Pilzinfektion des Eiplasma.
Fig. 7. Fortgeschrittenes Stadium der Bildung der akzessorischen Kerne und der Infektion.
Fig. 8, 9. Die akzessorischen Kerne um den Eikern dicht gehäuft, das Eiplasma völlig von Pilzschläuchen durchsetzt.
Fig. 10. Die akzessorischen Kerne überflügeln an Größe den Eikern.
Fig. 11. Desgleichen. Lageverschiebung der akzessorischen Kerne.
Fig. 12, 13. Schnitte durch ein älteres Ei, obere Partie mit Nährzapfen. Dotterbildung.
Fig. 14. Akzessorischer Kern mit merkwürdiger Ringbildung.
Fig. 15. Kern einer Nährzelle mit spezifischer Plasmazone, in der chromatisches Sekret auftritt.
Fig. 16. Teil eines Nährzellkernes mit großer und kleiner kernartiger Bildung.
Fig. 17. Akzessorischer Kern in der Plasmazone um einen Nährzellkern.
Fig. 18. Kernartige Einschlüsse in einem Nährzellkern, in Degeneration sind zwei derselben.

Taf. 6.

Eibildung und Nährzellen von Myrmecina (Safranin, Lichtgrün).

Fig. 1. Junge Ovocyte mit Nährzellen; erstes Auftreten von safraninophilen Körnern.
Fig. 2, 3, 4. Die Ovocyte wächst, Zunahme der safraninophilen Körner um den Kern, Bildung der akzessorischen Kerne, Ansammlung des Fettes.
Fig. 5. Ei mit einem Kranz akzessorischer Kerne um den Eikern, zum Teil schon von ihm abgewandert.
Fig. 6, 7. Eikerne von etwas älteren Eiern.
Fig. 8. Teil eines älteren Eies; der Eikern arm an Nukleolen; noch andauernde Bildung neuer akzessorischer Kerne an seiner Oberfläche; unten rechts Entstehung derselben aus Nährzellsekret.
Fig. 9. Altes dottergefülltes Ei; Eikern sehr reduziert.

Fig. 10—13. Entwicklung der Nährzellen. Ansammlung des Fettes. Entstehung einer spezifischen Plasmazone um den Kern. Geringe Entfaltung der Nukleolen. Vermehrung derselben in älteren Nährzellen.

Fig. 14, 15. Nukleolen alter Nährzellen, in denen das Chromatin und Plastin sich sondert.

Fig. 16. Follikelzellen eines älteren Eies mit Fettansammlung.

Taf. 7.

Eibildung bei Ichneumoniden.

Fig. 1—16. Eibildung von Rhyssa.

Fig. 1—4. Junge Ovocyten; Bildung der besonderen Plasmazone um den Kern und Auftauchen kleiner akzessorischer Kerne in dieser.

Fig. 5 a, 5 b. Kern in Aufsicht und Profil mit den akzessorischen Kernen.

Fig. 6. Aufsicht auf einen Eikern mit akzessorischen Kernen.

Fig. 7 a, 7 b, 7 c. Aufsicht und Profilansichten eines ebensolchen.

Fig. 8 a, 8 b. Ebenso.

Fig. 9. Die akzessorischen Kerne am Eikern in Rückbildung.

Fig. 10 a, 10 b. Ebenso.

Fig. 11. Letzte Reste der akzessorischen Kerne; Nährzellsekretgranula im Plasma.

Fig. 12. Bildung der akzessorischen Kerne (zweite Generation) aus solchem Sekret.

Fig. 13. Randpartie eines etwas älteren Eies.

Fig. 14. Dritte Generation der akzessorischen Kerne entsteht um den Eikern im schon sehr dotterreichen Ei.

Fig. 15, 16. Die akzessorischen Kerne tief im Dotter; bei 16 besonders zahlreich in dem axialen noch dotterfreien Teil des Eies.

Fig. 17—26. Trogus.

Fig. 17, 18. Eikerne vor der Bildung akzessorischer Kerne; vorübergehende Bildung einer zweiten Membran um den Eikern.

Fig. 19. Auftreten der akzessorischen Kerne am Eikern.

Fig. 20. Ein etwas älteres Ei; die akzessorischen Kerne gewachsen.

Fig. 21. Aeltere akzessorische Kerne im dottergefüllten Eiinnern.

Fig. 22—25. Bildung einer großen Dotterkugel im Innern degenerierender akzessorischer Kerne.

Fig. 26. Keimbahnkörper des Eies.

Taf. 8.

Eibildung von Tenthredo mesomelas L.

Fig. 1. Ei beginnt mit der Bildung der akzessorischen Kerne.

Fig. 2. Etwas älteres Stadium. Viele akzessorische Kerne nur in Form ihres Nukleolarapparates vorhanden.

Fig. 3. Die akzessorischen Kerne wachsen.

Fig. 4. Beginn der Dotterbildung.

Fig. 5. Randpartie eines solchen Eies.

Fig. 6. Aelteres Ei.
Fig. 7. Randpartie dieses Eies.
Fig. 8. Die Nukleolen der akzessorischen Kerne verblassen (altes Ei.)
Fig. 9. Kern eines alten Eies. Die Nukleolen bestehen großenteils nur nur noch aus Plastin.

Taf. 9.

Entwicklung der Eikerne bei Tenthredo albicornis und Allantus.
Fig. 1—8. Allantus spec.
Fig. 1—4. Allmähliche Verkleinerung der Tetraden und Bildung eines komplizierten Nukleolenkörpers.
Fig. 5 a, b. Zwei Schnitte durch einen Kern. Vom Nukleolenkörper trennt sich ein besonderer chromatischer Teil.
Fig. 6 a, b. Kernähnliche Nukleolen treten auf. Der chromatinärmere Teil des Nukleolarapparates etwas reduziert.
Fig. 7 a, b, c. Letzterer nun aufgelöst. Zahlreiche „Kernchen".
Fig. 8. Aelterer Eikern. Chromosomenkonglomerat sehr verkleinert, Nukleolen großenteils geschwunden.
Fig. 9—29. Allantus spec. (Fig. 18 Delafield-Eosin; Fig. 19, 22—29 Safranin-Lichtgrün).
Fig. 9—15. Allmähliche Trennung der Nukleolen und Tetraden. Ballung der letzteren.
Fig. 16, 17. Abschluß dieses Prozesses.
Fig. 18. Der große „Primärnukleolus" ist geplatzt.
Fig. 19, 20, 21. Kerne älterer Eier, mit vereinfachtem Nukleolarapparat und stark verklumpten Tetraden.
Fig. 22, 23, 24. Drei jüngere Eikerne mit Safranin-Lichtgrün gefärbt.
Fig. 25—27. Die akzessorischen Kerne bei gleicher Färbung.

Taf. 10.

Eibildung bei Arge pagana (mit Ausnahme der Fig. 1).
Fig. 1. Entstehung der Trophonuclei am Rand des Eies bei Allantus.
Fig. 2—22. Arge pagana.
Fig. 2—5. Wachstum des Eies vor der Bildung akzessorischer Kerne, zum Teil mit Nährzellen.
Fig. 6, 7. Auftreten der ersten akzessorischen Kerne, bzw. der sie bildenden Granula an der Eioberfläche.
Fig. 8, 9. Kerne von wenig älteren Eiern
Fig. 10, 11. Die akzessorischen Kerne wachsen.
Fig. 12. Beginn der Dotterbildung.
Fig. 13. Eikern eines älteren Eies.
Fig. 14. Randpartie.
Fig. 15. Eikern eines älteren Eies.
Fig. 16. Randpartie.
Fig. 17, 18. Randpartien dotterreicher Eier.
Fig. 19. Alter Eikern.

Fig. 20. Randpartie desselben Eies.
Fig. 21. Bildung der ersten Reifeteilungsspindel.
Fig. 22. Keimbahnkörper.

Textfiguren-Erklärungen.

Fig. 1. Solenius vagus L. a—o Entwicklungsreihe eines Nukleolus aus der Nährzelle eines älteren Eies. p—v Entwicklung eines kernartigen Gebildes aus einem Nukleolus in den Nährzellen eines ebensolchen Eies. w—z Im Plasma älterer Nährzellen liegende Kerne.
Fig. 2. Randstück eines jungen Eies von Solenius vagus.
Fig. 3. Entwicklung und Teilung der Blochmannschen Kerne im Plasma des Eies von Solenius vagus.
Fig. 4. Verschieden alte Blochmannsche Kerne aus dem Ei von Solenius vagus zu Beginn der Dotterbildung; stark differenziert.
Fig. 5. Blochmannsche Kerne aus alten Eiern von Solenius vagus L.
Fig. 6. Blochmannsche Kerne aus alten Eiern von Solenius vagus, chromosomenähnliche Balken entwickelnd, in Degeneration.
Fig. 7. Eikerne und Bildung der Reifespindel bei Solenius vagus L. a junges, b mittleres, c sehr altes Ei.
Fig. 8. Entwicklung und Knospung der akzessorischen Kerne bei Andrena.
Fig. 9. Degenerationsformen der akzessorischen Kerne bei Andrena, einer Stelle entstammend.
Fig. 10. Entwicklung einer Nährzelle bei Andrena; in e akzessorische Kerne.
Fig. 11. Pathologische Nährzelle von Andrena; die Nukleolen werden zum Teil achromatisch und quellen kernartig auf; akzessorische Kerne im Plasma.
Fig. 12. Osmia rufa; a junges Ei, b—g Schicksale des Eikernes.
Fig. 13. Osmia rufa; Entwicklung der akzessorischen Kerne.
Fig. 14. Osmia rufa; Zwei verschieden alte Nährzellen.
Fig. 15. a, b, Prosopis sinuata Sch.; Ei vor der Bildung akzessorischer Kerne und mit solchen. c Sphecodes gibbus L. Junges Ei mit Trophonuklei um den Eikern.
Fig. 16. Randpartien aus älteren Eiern von Camponotus; a von einem jungen Ei, Beginn der Dotterbildung; b von einem Ei mit fortgeschrittener Dotterbildung; c altes Ei, die Trophonuklei sinken in die Tiefe; c, d Merkwürdige Strahlungserscheinungen am degenerierenden Kernchen.
Fig. 17. Keimbahnkörper bei Camponotus. a Ei und Nährzellen mit sich bildendem Keimbahnkörper; b dieser stärker vergrößert; e altes Ei, mit den merkwürdigen Plasmastrahlungen und de-

generierenden Nährzellen; der Keimbahnkörper völlig ausgebildet; d dieser stärker vergrößert.

Fig. 18. Entwicklung der Nährzellen bei Rhyssa.

Fig. 19. Eier einer Ichneumonide aus Callimorpha. Entstehung des Keimbahnkörpers am Grunde eines von den Nährzellen hereintretenden Plasmastromes.

Fig. 20. Junger Ei-Nährverband von Tenthredo mesomelas L.

Fig. 21. Sekretgitter, wie es dem Nährzellkern von Tenthredo mesomelas aufliegt.

Fig. 22. Entwicklung der akzessorischen Kerne bei Tenthredo mesomelas mit frühzeitiger Membranbildung.

Fig. 23. Entwicklung der akzessorischen Kerne bei Tenth edo mesomelas mit verzögerter Membranbildung.

Fig. 24. Uebersichtsbilder über die Eibildung von Tenthredo mesomelas L. Anlage und Umbildung der polaren Substanz (Keimbahnkörper); Lage der akzessorischen Kerne (rot) in den einzelnen Stadien.

Fig. 25. Akzessorische Kerne bei Tenthredo albicornis.

Fig. 26. Entwicklung und Vermehrung der akzessorischen Kerne bei einer Allantus-Art; bei x Kernbildung im Kern!

Fig. 27. Entwicklung der beiden Typen der akzessorischen Kerne bei Arge pagane.

Fig. 28. Ei- und Nährzellen einer Pristophora-Art.

Fig. 29. a Eizelle von Apanteles (vergr. 850 ×); b Eizelle von Copidosoma (vergr. 1250 ×), beide nach Hegner.

Fig. 30. Eikerne und Trophonuklei a bei Trogus, b bei Rhyssa, c und d bei Tenthredo mesomelas L.

Fig. 31. Ebenso a und b bei Arge pagana, c bei Solenius vagus.

Literaturverzeichnis.

Amma, K. Ueber die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6, 1911.

Balbiani, E. G. Centrosome et „Dotterkern". Journ. de l'Anat. et Physiol. Bd. 29, 1893.

Blochmann, Fr. Ueber die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verhandl. naturh. med. Verein Heidelberg N. F. Bd. 3. 1884.

Derselbe. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift. Naturh. d. med. Vereines Heidelberg, 1886.

Borgert, A. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H. II. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 14. 1909.

Breest, Fr. Zur Kenntnis der Symbiontenübertragung bei viviparen Cocciden und Psylliden. Arch. f. Protistenkunde Bd. 34, 1914.

Brunelli, G. Ricerche sull' ovario degli insetti sociali. Rend. Accad. dei Lincei. XIII, 1904.

Buchner, Paul. Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3, 1909.

Derselbe. Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung Befruchtung, Keimbahn, Oogenese und Spermatogenese. Festschrift f. Rich. Hertwig Bd. 1, 1910.

Derselbe. Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6, 1911.

Derselbe. Studien an intrazellularen Symbionten. Arch. f. Protistenkunde Bd. 26, 1912.

Derselbe. Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biolog. Centralbl. Bd. 33, 1913.

Derselbe. Praktikum der Zellenlehre I. Berlin 1915.

Carnoy, J. B. La biologie cellulaire. Lierre 1884.

Carnoy u. Lebrun. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule T.12, 1897.

Derschau, M. v. Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 27, 1909.

Dublin. The history of the germ cells in Pedicellina americana. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 16. 1905.

Elpatievsky, W. Die Urgeschlechtszellbildung bei Sagitta. Anat. Anz. Bd. 35, 1910.

Giardina, A. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. 18, 1901.

Gille, K. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung an Gyrodactylus elegans v. Nordmann. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12, 1914.

Goldschmidt, Rich. Ueber den Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Zool. Jahrb. Bd. 21 1904.

Govaerts, Paul. Recherches sur la structure de l'ovaire des Insectes, la différentiation del'ovocyte et sa période de l'accroissement. Arch. de Biol. T. 28, 1913.

Griffin, Br. B. Studies on the maturation of Thalassema and Zirphaea Journ. Morphol. vol. 15, 1899.

Gross, J. Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 18, 1903.

Günther, Konr. Ueber den Nukleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 19, 1904.

Günthert, T. Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb. Bd. 30, 1910.

Hartmann, M. Studien am tierischen Ei I. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 15. 1902.

Derselbe. Polyenergide Kerne. Biol. Zentralbl. 1909.

Haecker, Val. Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. Bd; 45, 1895.

Derselbe. Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1897.

Derselbe. Ueber Chromosomen und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. D. Z. Gesellsch. 17. Vers., 1907.

Hegner, R. W. Studies on germcells. I. The history of the germcells in insects with special reference to the Keimbahn-determinants. II. The origin and significance of the keimbahn-determinants in animals. Journ. Morph. vol. 20, 1914.

Derselbe. Studies III. The origin of the keimbahn-determinants in a parasitic Hymenopteron, Copidosoma. Anat. Anz. Bd. 46, 1914.

Derselbe. Studies on germcells. IV. Protoplasmie Differentiation in the Ovocytes of Certain Hymenoptera. Journ. Morph. Vol. 26, 1915

Henneguy, Fr. Les insectes. Paris 1904.

Herfort, R. Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57, 1901.

Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Jena 1912.

Hertwig, R. Ueber Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschrift f. Kupfer. Jena 1899.

Derselbe. Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. med. phys. Gesellsch. München 1907.

Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl. Leipzig 1914.

Jörgensen, M. Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis vulgaris. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2, 1908.

Derselbe. Zellenstudien I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10, 1913.

Derselbe. Zellenstudien III. Beitrag zur Lehre vom Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von Piscicola. Ibidem.

Jordan, H. E. On the relation between nucleolus and chromosomes in the maturing oocyte of Asterias Forbesii. Anat. Anz. Bd. 31, 1907.

Derselbe. The relation of the nucleolus to the chromosomes in the primary oocyte of Asterias Forbesii. Publ. Carnegie Inst. 102, 1908.

Derselbe. The germinal spot in Echinoderm eggs. Ibidem.

Derselbe. The relation of nucleoli to chromosomes in the egg of Cribrella sanguinolenta. Arch. f. Zellforsch. Vol. 5, 1910.

Derselbe. A cytologicae study of the egg of Cumingia. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4, 1910.

Kemnitz, G. A. von. Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7, 1912.

Derselbe. Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10, 1913.

Korschelt, E. Ueber die Bedeutung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Z. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.

Derselbe. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes Zool. Jahrb. Bd. 4, 1891.

Derselbe. Ueber Ophryotrocha puerilis Clap. Metschn. und die polytrochen Larven eines andern Anneliden. Z. f. wiss. Zool. Bd. 57, 1893.

Kühn, Alfr. Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus pediculus de Geer. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 35, 1913.

Lillie, Fr. R. The organisation of the egg of Unio. Journ. Morph. vol. 17, 1901.

Loyez, Mlle. Les noyaux de Blochmann et la formation du vitellus chez les Hyménoptères. C. R. Acad. Sc. Paris 1908.

Dieselbe. Recherches sur le développement ovarien des oufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. Anat. Micr. Paris Tome 8, 1906.

Lubbock, John. Notes on the generativ organs and the formation of the egg in the Annulosa. Philos. Transact. 1861.

Lubosch. Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Eireifung. Verh. anat. Ges. München 1912.

Macallum, A. B. Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung. Ergeb. d. Phys. Bd. 7, 1908.

Magnus, W. Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914.

Marechal, Sur l'ovogenèse des Sélaciens et quelques autres Chordates. La Cellule T. 24, 1906.

Martin, F. Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers Ageniaspis (Encyrtus) fascicollis Dalm. Z. wiss. Zool. Bd. 110, 1914.

Marshall, Wm. S. Contributions towards the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes. II. The Early History of the Celluls Elements of the Ovary. Z. f. wiss. Zool. 86. Bd., 1907.

Maziarski, S. Sur la persistance de résidus fusoriaux pendant les nombreuses générations cellulaires au cours de l'ovogénèse de Vespa vulgaris. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10, 1913.

Moroff. Oogenetische Studien I. Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2, 1909.

Munson, J. P. A comparative study of the structure and origin of the yolk-nucleus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8, 1912.

Nachtsheim, H. Cytologische Studien über Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11, 1913.

Nassonow, N. Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. 55, 1900.

Nekrassoff, A. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cymbulia Peronii. Anat. Anz. Bd. 24, 1903.

Pantel, Y. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'oeuf avec leurs dépendances, les dégats indirects du parasitisme. La Cellule T. 29. 1. Fasc. 1913.

Paulcke, W. Ueber die Differenzierung der Zellenelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 14, 1900.

Perez. Recherches histologiques sur la metamorphose des Muscides (Calliphora). Arch. zool. experiment. T. 4, 1910.

Philiptschenko, Jur. Beiträge zur Kenntnis der Apterypoten. III. Die Embryonalentwicklung von Isotoma. Z. f. wiss. Zool. Bd. 103, 1912.

Pierantoni, Umb. Studi sullo sviluppo d'„Icerya Purchasi" Mask. Arch. Zool. Vol. 5, 1912, u. a. Arbeiten.

Popoff, Meth. Eibildung bei Paludina vivipara. Arch. mikr. Anat. Bd. 70, 1907.

Derselbe. Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung von Euglypha alveolata. Arch. f. Protistenk. Bd. 25, 1912.

Rauther, M. Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans v. Sieb. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1906.

Reichenow, E. Untersuchungen über Hämatococcus pluvialis, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. kais. Gesundheitsamt. Bd. 33, 1909.

Retzius, G. Der Reifungsprozeß der Eier bei den Asteriden. Biolog. Unters. N. F. Bd. 16, 1911.

Derselbe. Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. 17, 1912.

Rosen, F. Ueber die Entwicklung von Echinaster sepositus. Anat. Anz. Bd. 44, 1913.

Rückert, J. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier. Anat. Anz. Bd. 7, 1912.

Russo, Ach. Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes. Jena 1909.

Schellenberg, G. Ovogenese, Eireifung und Befruchtung von Fasciola hepatica L. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6, 1911.

Schindler, E. Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30, 1878.

Schleip, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Dug. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907.

Silvestri, F. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotterit parasitici. 1—4. Boll. Sc. sup. Agric. Portici T. 1 und 2, 1906—08.

Derselbe. Prime fasi di sviluppo del Copidosoma Buyssoni, Imenottero Calcidide. Anat. Anz. Bd. 47, 1914.

Stuhlmann, Fr. Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. Bericht Naturf.-Ges. Freiburg Bd. 1, 1886.

Tanquary, M. C. Biological and embryological studies on Formicidae Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist. vol. 9.

Vejdovsky, T. Zum Problem der Vererbungsträger. Kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften. Prag 1911—12.

Voss, v. Cytologische Studien an Mesostoma ehrenbergi. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12, 1914.

Wassermann, F. Die Ovogenese des Zoogonus mirus Lss. Arch. mikr. Anat. Abt. 2, Bd. 83, 1913.

Weismann, A. Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei, 1882. Festgabe f. Henle.

Derselbe und Ischikawa, C. Ueber die Parakopulation im Daphnidenei sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 4, 1889.

Wieman, H. L. The pol disc of Chrysomelid eggs. Biol. Bull. vol. 18, 1910.

Will. Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. 1884.

Zarnik, B. Ueber funktionelle direkte Kernteilungen. Sitzungsber. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1915.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin und dem anatomischen Institut zu Frankfurt a. M.)

Kreuzungsversuche an Amphibien:

I. Wahre und falsche Bastarde.

Von

Günther Hertwig.

Hierzu Tafel XIII—XV und 2 Textfiguren.

Inhalt:

I. Einleitung.

In den Jahren 1882—1885 veröffentlichten Born und Pflüger ungefähr gleichzeitig eine Reihe von Untersuchungen über die Bastardierung der anuren Batrachier, die für die damalige Zeit sehr bemerkenswerte Resultate ergaben. Besonders konnte von ihnen die Tatsache, daß die Kreuzung sogar nahe verwandter Spezies entweder ganz mißlingt oder nur zu unregelmäßiger Furchung und zum Absterben der bastardierten Eier auf dem Blastulastadium führt, für eine ganze Reihe von Fällen festgestellt werden. Pflüger vermochte zu zeigen, daß die Form der Spermatozoen für den Ausfall der Besamung von Wichtigkeit ist. Samenfäden mit spitzem und dünnem Kopf hielt er im allgemeinen für Kreuzungsexperimente viel geeigneter als solche mit dickem Kopf, da diese oft unfähig sind, in das fremde Ei einzudringen. Ueberhaupt schienen ihm mechanische, also sekundäre durch die spez. Beschaffenheit der Geschlechtszellen bedingte Ursachen bei dem Ergebnis eines Kreuzungsexperimentes eine oft ausschlaggebende Rolle zu spielen. Born führte den wichtigen Nachweis, daß viele Fälle von unregelmäßiger Eifurchung, wie sie in Kreuzungsversuchen so oft auftreten, auf Polyspermie beruhen. Bei der Besamung mit artfremdem Sperma dringen statt eines oft zwei oder mehr Samenfäden in das Ei ein und bewirken, daß dasselbe sich nicht regelrecht in zwei, sondern in drei, vier oder noch viel mehr Blastomeren teilt. Das Schicksal dieser unregelmäßig, oft ganz barok, um einen Ausdruck von Born zu benutzen, geteilten Eier ist dann stets ein frühes Absterben auf dem Blastulastadium. Je nach dem nun monosperme oder polysperme Befruchtung eintritt, kann das Entwicklungsresultat ein

ganz verschiedenes werden; viele Fälle von mangelnder Reziprozität im Kreuzungsexperiment, wo das Resultat in dem einen Fall eine normale Entwicklung, in dem anderen ein frühzeitiges Absterben ist, finden durch diese Entdeckung von Born ihre befriedigende Klärung.

Aber auch abgesehen von diesen wichtigen Ergebnissen enthalten die genannten Untersuchungen eine Fülle von interessanten Beobachtungen; so ist es Born zum ersten Male geglückt, lebensfähige Amphibienbastardlarven bis über die Metamorphose hinaus aufzuziehen und an ihnen durch Vergleich mit den reinen Stammformen Bastardcharaktere einwandfrei festzustellen.

Dreißig Jahre sind seitdem verflossen, die Lehre von der Bastardierung hat einen ungeahnten, ungeheuren Aufschwung genommen, Vertreter fast aller Tierklassen, wie Seeigel und Seesterne, Schnecken, Muscheln, Würmer, Fische, Vögel und Säugetiere wurden zu Kreuzungsversuchen verwandt, nur die Amphibien, wenn wir von ganz vereinzelten Kreuzungen mit verschiedenen Tritonarten absehen, blieben unbenutzt. Diese sonderbare Tatsache mag vielleicht in folgenden Erwägungen ihre Erklärung finden. Einmal sind die großen, dotterreichen Amphibieneier für eine genauere mikroskopische Beobachtung über den Verlauf des Befruchtungsprozesses, besonders im Gegensatz zu den kleinen durchsichtigen Echinodermeneiern kein günstiges Objekt, zweitens ist die Aufzucht lebensfähiger Bastarde bis über die Metamorphose oder gar zur Geschlechtsreife mit großen technischen Schwierigkeiten verknüpft, obgleich diese sicher auch nicht größer sind wie etwa die Aufzucht von Seeigelbastarden bis über die Metamorphose hinaus, wie sie neuerdings Shearer, De Morgan und Fuchs gelungen ist. Schließlich ist auch noch die Schwierigkeit der Materialbeschaffung zu erwähnen, da die meisten Amphibien im Gegensatz zu vielen anderen Tierklassen nur einmal im Jahre laichen, und sich das Laichgeschäft bei den einzelnen Spezies innerhalb weniger Tage abspielt. Diesen für das Kreuzungsexperiment ungünstigen Momenten stehen aber andererseits auch viele günstige gegenüber, so namentlich die Leichtigkeit der künstlichen Besamung, die Schnelligkeit, mit der sich die Eier zu Larven mit wohl differenzierten, hoch entwickelten Organen entwickeln, die relative Größe und leichte Färbbarkeit der Kerne der jungen Larven, so daß es sicher eine lohnende Auf-

gabe sein mußte, die alten Experimente von Pflüger und Born von den neuen, in den letzten Jahrzehnten gewonnenen Gesichtspunkten aus zu wiederholen und durch neue Kreuzungsversuche zu erweitern.

Schon im Jahre 1913 wies ich, gelegentlich meiner Arbeit über „Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen", auf die Versuche von Born und Pflüger als ein Gebiet für neue aussichtsreiche Forschung hin, im Frühjahr 1914 begann ich dann selbst die ersten Versuche anzustellen. Wie so viele wissenschaftliche Arbeiten erfuhren auch diese Untersuchungen durch den Ausbruch des Krieges eine Unterbrechung, indem ich, selber als Arzt bei der Verwundetenpflege tätig, im Jahre 1915 nur einen kurzen Pfingsturlaub für einige wenige Experimente benutzen konnte. Auch im nächsten Jahre hätte die Arbeit weiter ruhen müssen, wenn ich nicht in meiner Schwester Dr. phil. Paula Hertwig eine verständnisvolle Mitarbeiterin gefunden hätte, die nach meinen Anweisungen im Frühjahr 1916 einen Teil der Experimente selbständig ausgeführt hat. Ein glücklicher Zufall fügte es überdies, daß ich gerade während der Ostertage 1916 auf Urlaub zu Hause verweilte und einen großen Teil der wichtigsten Kreuzungsexperimente teils selber vornehmen, teils die Weiterentwicklung der von meiner Schwester bereits vorgenommenen Versuche verfolgen konnte. So ist denn dank der Hilfe meiner Schwester ein ganz stattliches Untersuchungsmaterial zusammengekommen, und ich benutze das Winterhalbjahr 1916/17, wo ich als Assistent für die Frankfurter Anatomie reklamiert bin, zu seiner Veröffentlichung. Die Lücken, die an manchen Stellen der Arbeit sich finden, mögen in der Ungunst der Zeitverhältnisse ihre Rechtfertigung finden.

II. Material und Technik.

Die zu den nachfolgend beschriebenen Kreuzungsversuchen benutzten Samenflüssigkeiten wurden durch Zerzupfen der Hoden in 0,3% Kochsalzlösung gewonnen. Es erwies sich als vorteilhaft, zuerst einen sehr konzentrierten Samenbrei herzustellen, denselben einige Zeit im verdeckten Uhrschälchen stehen zu lassen und dann vor Gebrauch mit einer 0,15% Kochsalzlösung bis zu der gewünsch-

ten Konzentration zu verdünnen. In dieser verdünnten Flüssigkeit zeigen dann die Spermien von Rana fusca und von Pelobates fuscus eine sehr lebhafte Beweglichkeit, während die Samenfäden der beiden Krötenarten Bufo communis und viridis und von Rana esculenta sich nur träge fortbewegen; diejenigen von Hyla arborea nehmen mehr eine Mittelstellung ein. In mehreren Versuchen kamen die Hoden von nicht mehr brünstigen Männchen zur Verwendung. Da dieselben oft arm an gut beweglichen Samenfäden waren, mußten zu einer Befruchtung oft die Hoden mehrerer Männchen zusammen benutzt werden.

Um gute Entwicklungsresultate zu erzielen, ist es ferner sehr wichtig, nur ganz frisches Eimaterial von soeben eingefangenen Weibchen zu benutzen. Mit Ausnahme von Rana fusca und Rana arvalis, bei denen sich auch noch die Eier von Weibchen, die sich schon seit mehreren Tagen in der Gefangenschaft befanden, als brauchbar erwiesen, sind alle übrigen Eier gegen längeres Verweilen im Uterus sehr empfindlich. Auch laichen die Kröten meistens spontan in der Gefangenschaft ab. Ja oft erwiesen sich die Eier von demselben Tier, das kurz zuvor noch gutes Material geliefert hatte, nach einigen Stunden bereits als unbrauchbar, obgleich sie sich in dem noch uneröffneten Uterus der anderen Seite befanden. Es ist klar, daß diese große Empfindlichkeit der Eier das Experimentieren mit ihnen sehr erschwert und man ganz auf die Geschicklichkeit und vor allem die Zuverlässigkeit des Froschfängers angewiesen ist, um frisches Material zu erhalten.

Zur Vornahme der Befruchtung wurden die Froscheier sowie diejenigen von Pelobates fuscus einzeln mit einem Glasstabe aus dem Uterus genommen und in möglichst regelmäßigem Abstand den vegetativen Pol nach unten auf flache Uhrschälchen aufgesetzt, wie es schon in unseren Radiumversuchen von meinem Vater und mir stets geübt worden ist. Zur Erzielung einer gleichmäßigen Besamung und zur weiteren Beobachtung bei der Einteilung erwies sich dies Verfahren als äußerst brauchbar. Bei den Kröteneiern war diese Methode leider nicht ausführbar, da sie bereits im Uterus in Schnüren zusammenliegen. Mit Hilfe von 2 Pincetten wurden Abschnitte dieser Schnüre auf Objektträger oder Uhrschälchen übertragen, wobei die Eier vor einer allzu starken Zerrung der Schnüre sorgfältig zu bewahren sind. Es versteht sich ferner von

selbst, daß bei Vornahme der Kreuzbefruchtung die Verunreinigung mit artgleichem Samen durch peinlichste Sauberkeit vermieden und stets die Bastardierung vor der Kontrollbefruchtung vorgenommen wurde.

Um günstige Entwicklungsresultate zu erzielen, ist ferner sorgfältig darauf zu achten, daß alle abgestorbenen Eier oder Embryonen sofort aus dem Zuchtgefäß entfernt werden, um eine Infektion der gesunden Nachbarn zu verhüten.

Zur weiteren Untersuchung wurden die Larven in Zenkerscher Flüssigkeit oder in Pikrinessigsublimat fixiert; von den meisten wurden photographische Aufnahmen gemacht und dieselben sodann in 10 μ dicke Serienschnitte zerlegt. Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin — Pikrinsäure oder nach der Methode von Poll mit Magentarot — Pikroindigkarmin gefärbt. Das in Pikrinessigsublimat fixierte Material wurde schon im Stück mit Boraxkarmin durchgefärbt.

An diesem Schnittmaterial wurden dann die Kerne mit Hilfe des Edingerschen von Leitz angefertigten Zeichenapparats bei 1000 facher Vergrößerung gemessen. Ich habe mich in dieser Arbeit ausschließlich auf die Kerne der Medulla oblongata zwischen den beiden Ohrbläschen beschränkt, da diese durch ihre Größe und Form mir besonders geeignet erschienen. Aus dieser Gegend wurden stets je 25 Kerne gezeichnet, der längste und kürzeste Durchmesser je eines Kernes mittels eines Zirkels fortlaufend auf einer graden Linie eingetragen und dann aus der Gesamtlänge der mittlere Wert für den Radius eines Kernes bestimmt. Diese Methode zur Kernmessung wurde auch schon früher von mir, dann von O. und P. Hertwig angewandt. Sie ergibt gute Resultate, zumal wenn man bei einem Vergleich der Kerngrößen nur gleich fixiertes und weiter behandeltes Material benutzt. Ferner hat sich durch meine in dieser Arbeit ausgeführten Messungen ergeben, daß mit fortschreitender Differenzierung die Kerne der Medulla sehr erheblich an Größe abnehmen. Ob dies auch für andere Gewebekerne der Fall ist, sei dahingestellt; um bei einem Vergleich also brauchbare Resultate zu erzielen, dürfen nur gleich weit differenzierte, d. h. im allgemeinen gleich alte Larven auf ihre Kerngrößen miteinander verglichen werden.

III. Experimenteller Teil.

A. Versuche mit Eiern von Rana fusca.

Rana fusca ♀ × Hyla arborea ♂ und × Pelobates fuscus ♂:

Es war schon Pflüger und Born bekannt, daß die Eier von Rana fusca sich nur wenig für Kreuzungsversuche eignen, da meistens die artfremden Samenfäden nicht in die Eier einzudringen vermögen. Die einzige erfolgreiche Kreuzung führte Pflüger mit dem Sperma von Triton taeniatus und alpestris aus. Die Eier furchten sich sehr unregelmäßig und starben bereits auf frühen Teilungsstadien ab. Von den beiden Anfang April 1918 vorgenommenen Bastardierungsexperimenten blieb die Kreuzung mit Hyla arborea trotz Verwendung sehr gut beweglichen Samens erfolglos, dagegen hatte das zweite Experiment, zu dem der Samen von Pelobates fuscus benutzt wurde, folgendes positives Ergebnis: Von etwa 150 Rana fusca-Eiern drehten sich eine Stunde nach der Kreuzbefruchtung etwas über die Hälfte mit ihrem schwarzen Pol nach oben, ein Zeichen, daß der Samen eingedrungen war. Während aber bei den normal befruchteten Kontrolleiern die erste Furchung 4 Stunden nach der Befruchtung auftrat, verzögerte sie sich bei den bastardierten Eiern um eine ganze Stunde. Ferner schnitt die erste Furche selten glatt durch, sondern zeigte besonders am vegetativen Pol oft stärkere Unregelmäßigkeiten; bisweilen waren auch die Eihälften sehr ungleich groß, und bei einer größeren Anzahl von Eiern kam es überhaupt nicht zu einer Zweiteilung der Eier, vielmehr furchten sich dieselben ganz unregelmäßig, oder um einen Ausdruck von Born zu benutzen, barok. Da es inzwischen schon fast Mitternacht geworden war, wurden die weiteren Teilungen nicht mehr beobachtet; am nächsten Tage waren fast alle gefurchten Eier bereits verfärbt und abgestorben. Kein einziges Ei entwickelte sich über das Blastulastadium hinaus.

B. Versuche mit den Eiern von Pelobates fuscus.

Auch die reciproke Kreuzung wurde im April 1916 angestellt; jedoch vermochten die Samenfäden von Rana fusca nicht in das Pelobatesei einzudringen; ebenso ergebnislos blieben zwei weitere Kreuzungsversuche mit den Pelobateseiern, zu denen Samen von

Bufo communis und Bufo viridis benutzt wurde. Wie die gleichzeitig vorgenommene Kontrollbefruchtung mit arteigenem Samen zeigte, die ein Befruchtungsresultat von 100% ergab, waren die Eier des frisch gefangenen Weibchens durchaus brauchbar. Wohl infolge der Schwierigkeit, frisches Eimaterial von Pelobates zu erhalten, sind bisher Kreuzungsexperimente mit den Eiern dieser Art gar nicht vorgenommen worden. Nach unseren Erfahrungen scheinen sie aber zu diesem Zweck noch weniger geeignet zu sein, als die Eier von Rana fusca, indem wohl die Beschaffenheit ihrer Hüllen ein Eindringen artfremder Spermatozoen aufs äußerste erschwert.

C. Versuche mit den Eiern von Bufo communis.

Ein sehr günstiges Material für Kreuzungsversuche liefern dagegen die Eier der gemeinen Erdkröte. Das Laichgeschäft dieser Art beginnt in Berlin Ende März und zieht sich über zwei bis drei Wochen bis etwa Mitte April hin. Auch ist das Eimaterial nicht so empfindlich wie dasjenige von Bufo viridis, so daß noch ein bis zwei Tage in der Gefangenschaft befindliche Weibchen brauchbar sind. Die Eier wurden mit dem Samen von folgenden vier Arten erfolgreich bastardiert: C_1 mit Bufo viridis, C_2 mit Hyla arborea, C_3 mit Pelobates fuscus, C_4 mit Triton taeniatus und Triton cristatus.

C_1. Bufo communis ♀ × Bufo viridis ♂:

Diese zuerst von Born erfolgreich ausgeführte Bastardierung ist besonders dadurch bemerkenswert, daß sie lebensfähige, zur Metamorphose gelangende richtige Bastardlarven liefert. Born konnte an ihnen durch sorgfältige Untersuchung eine ganze Reihe von väterlichen Eigenschaften, so besonders bei der Färbung der Haut und bei der Hornzahnbildung nachweisen. — Die Kreuzbefruchtung gelingt äußerst leicht, in meinen Versuchen war die Zahl der sich regelrecht furchenden Eier fast genau so groß als bei den gleichzeitig angestellten Kontrollbefruchtungen mit artgleichem Samen. Die weitere Entwicklung der Bastardeier verlief bei der Mehrzahl sehr günstig, und es konnten zahlreiche Bastardlarven bis zur Metamorphose am Leben erhalten werden. Immerhin ist es bemerkenswert, daß in den Kreuzungsversuchen stets einige mißbildete Larven zu finden sind, deren Zahl deutlich größer ist als

bei den Kontrollzuchten. Ganz besonders auffallend ist das Auftreten von deutlich albinotischen Bastardlarven, deren Vorkommen auch schon von Born beobachtet wurde. Unter den ganz dunkel gefärbten Larven fallen diese hellen, weißlich gesprenkelten Tiere besonders auf; ein Teil von ihnen ist sonst ganz normal entwickelt, bei anderen ist jedoch auch die Lebensfähigkeit gegen die Norm deutlich herabgesetzt, so daß sie schon im Alter von 4—5 Wochen absterben.

C_2. Bufo communis ♀ · Hyla arborea ♂:

Die Kreuzung ist bisher noch nicht vorgenommen worden. Sie wurde am 3. IV. 1916 ausgeführt mit dem Resultat, daß sich 3¾ Stunden nach der Besamung die meisten Eier normal zweiteilten, nur vereinzelte furchten sich leicht unregelmäßig oder blieben ganz ungeteilt. Bei den Kontrolleiern trat die Zweiteilung ebenfalls nach 3¾ Stunden auf. Am 5. IV. hatten sowohl die bastardierten als die normal befruchteten Eier gastruliert, nur war der Gastrulationsprozeß bei den Bastardeiern zum Teil noch nicht ganz so weit fortgeschritten als bei den Kontrollen. Am nächsten Tage entwickelten sich bereits in beiden Versuchen die Medullarwülste, bei einigen Bastardeiern war noch der Dotterpfropf sichtbar und vereinzelt auch etwas Dotter in den perivitellinen Raum ausgestossen. Am fünften Tage nach der Befruchtung waren in beiden Versuchen bereits kleine Embryonen mit Kopf und Schwanz entwickelt, es fiel jedoch auf, daß die Embryonen des Kreuzungsversuches etwas kleiner und dicker waren als die Kontrolltiere.

In den nächsten Tagen änderte sich das Bild wenig, am 13. IV. schwammen die Kontrollarven bereits lebhaft im Wasser umher, bei den Bastardlarven waren die Bewegungen etwas träger; eine Zählung ergab zwanzig fast normale, meist jedoch im Vergleich zu der Kontrolle etwas verkürzte Embryonen, ferner noch neun schwach und fünf stärker mißbildete Larven mit Wassersucht. Von diesen wurden einige am 15. IV. und den folgenden Tagen in Zenker konserviert.

Etwa 3 Wochen nach der Befruchtung lebten noch zwanzig Bastardembryonen, von ihnen waren 4 in der Größe von den gleichaltrigen Kontrollarven nicht zu unterscheiden, die übrigen waren alle kürzer, zumeist mit leicht durch Wassersucht aufgetriebenem

Bauch. Einige von ihnen sind in den Figuren 1—5 mit einer Kontrolllarve bei fünffacher Vergrößerung abgebildet.

Am 4. V. waren noch 12 Larven von dem Kreuzungsversuch am Leben, 3 waren bereits größer und weiter entwickelt als die Kontrollen, eine von derselben Größe, die übrigen 8 aber waren im Wachstum beträchtlich zurückgeblieben, 2 von ihnen sind auf Fig. 6 und 7 abgebildet.

Am 13. V. lebten noch 3 Larven, 2 von ihnen, die an diesem Tage abgetötet wurden, hatten sich im Vergleich zu den Kontrolllarven zu wahren Riesentieren entwickelt; sie waren einmal erheblich größer und dann war ihre Differenzierung, so z. B. die Ausbildung der hinteren Extremitätenknospen auch bereits beträchtlich weiter fortgeschritten. Die Abbildungen 8—10 zeigen diesen Unterschied zwischen den beiden Bastardlarven und der gleichalten Kontrollarve (Fig. 10) deutlich. Wahrscheinlich erklärt sich diese raschere Entwicklung der Bastardlarven einfach aus dem Umstand, daß die wenigen noch überlebenden Larven des Bastardversuches unter besseren Kulturbedingungen lebten, als die zahlreichen Kontrollarven, die sich in einem gleich großen Zuchtgefäß wie jene befanden. Am 17. V. wurde die letzte Larve, die beträchtlich kleiner als die Kontrollarven war, in Zenker fixiert. Sie hatte ein Alter von 44 Tagen erreicht.

Das Resultat des Versuches können wir also folgendermaßen kurz zusammenfassen: Die mit dem artfremden Hylasperma besamten Eier von Bufo vulgaris teilen sich fast alle normal. Die Zweiteilung ist nicht verzögert. Es entwickeln sich nach fast normaler Gastrulation Embryonen, die ein Alter von etwa 3—4 Wochen erreichen, zumeist allerdings im Vergleich zu den Kontrollarven deutlich kleiner sind, leichte Grade von Wassersucht sowie eine Reihe anderer Mißbildungen, wie Verkümmerung der Augen und des Zentralnervensystems, aufweisen. Nur eine Zwerglarve erreichte ein Alter von 44 Tagen. Außerdem fanden sich unter den Bastarden noch drei weitere Larven, die sich von allen übrigen schon frühzeitig durch ihre der Norm völlig gleichende Größe auszeichneten. Wohl unter dem Einfluß der besseren Zuchtbedingungen, unter denen sie sich befanden, entwickelten sich diese drei Bastarde weiterhin sogar zu größeren, kräftigeren und weiter differenzierten Larven als die gleich alten Kontrolltiere. Sie wurden im Alter von 6 Wochen abgetötet. Bastardcharaktere waren an ihnen nicht festzustellen.

C_3. B u f o c o m m u n i s ♀ × P e l o b a t e s f u s c u s ♂:

Diese Kreuzung wurde bereits im Jahre 1881 von B o r n mit folgendem Erfolg vorgenommen: ,,Die Eier furchten sich größtenteils unregelmäßig und gingen rasch zugrunde, eine Minorität aber teilte sich regelmäßig, davon brachten es eine Anzahl bis zum Stadium des Ruskonischen Afters; einige wenige bildeten die Rückenfurche. Einzelne waren dem Ausschlüpfen nahe, als sie verloren gingen. Mit ganz ähnlichem Erfolge, Entwicklung bis zum Ruskonischen After, wurde der Versuch nochmals wiederholt.“ Diese Schilderung B o r n s ließ eine Wiederholung dieses Kreuzungsversuches besonders interessant erscheinen, vor allem im Hinblick auf die Frage nach der Entwicklungsweise der wenigen bis zum Ausschlüpfen gezüchteten Embryonen.

Es wurden zu diesem Zwecke drei Versuche vorgenommen. Der erste im Frühjahr 1914, die beiden anderen Anfang April 1916. Ihre Ergebnisse stimmen sowohl untereinander als mit den B o r n-schen Angaben gut überein, nur gelang es mir, eine größere Anzahl Embryonen zu züchten, die ein Alter von mehreren Wochen, vereinzelt sogar bis zu drei Monaten erreichten. Es sei hier der Versuch vom 4. IV. 1916 ausführlicher geschildert: Die mit ziemlich verdünntem Pelobates-Sperma besamten Eier begannen sich nach 4 Stunden zu furchen; nur bei einem kleinen Teil der Eier erfolgte die Teilung ganz normal. Die Majorität furchte sich teils schwächer, teils stärker unregelmäßig, nicht wenige sogar ganz barok. Bei den Kontrolleiern erfolgte die Teilung ganz regelmäßig. Am 6. IV. hatte nur ein kleiner Teil der bastardierten Eier gastruliert, bei einigen war der Urmund bereits ringförmig und eng, andere besaßen noch einen großen Dotterpropf. Die noch nicht gastrulierten Eier begannen sich bereits teilweise zu verfärben, am nächsten Tage waren sie alle abgestorben. — Am 9. IV. war die Entwicklung bei den am normalsten entwickelten Embryonen bis zur Bildung von Kopf und Schwanzhöcker fortgeschritten; einige stark mißbildete Embryonen mußten abgetötet werden, andere waren bereits abgestorben.

Am 10. IV. lebten von den ca. 300 kreuzbefruchteten Eiern nur noch 25 Embryonen, von denen 8 Stück sich kaum von den gleichaltrigen Kontrollen unterschieden, während die anderen sämtlich kürzer und etwas weniger weit entwickelt waren, ein großer Teil auch noch die verschiedensten Mißbildungen aufwies. Von diesen starb in den nächsten 8 Tagen ein großer Teil ab oder mußte

vorher konserviert werden, so daß am 18. IV. nur noch 12 Larven am Leben waren. Eine von ihnen wurde noch konserviert und ist in Fig. 11 mit der gleichaltrigen Kontrolle (Fig. 12) abgebildet. Bei ihr war besonders bemerkenswert, daß sie am 14. IV. sich in ihrer Größe noch gar nicht von der Kontrolle unterschieden hatte und daß sie erst von diesem Tage ab in ihrem Wachstum stehen geblieben war. Die beiden auf der Fig. 13 und 14 photographisch dargestellten, noch 5 Tage älteren Larven, die gleichfalls im Augenblick der Abtötung viel kleiner als die Kontrollen waren, waren dagegen schon gleich von Beginn der Embryonalentwicklung an in ihrem Wachstum hinter den Kontrollen zurückgeblieben. An der auf Fig. 14 abgebildeten Larve ist außerdem noch gut die durch Wassersucht bedingte ballonförmige Auftreibung des Körpers, sowie die Verkürzung des Schwanzes zu sehen.

Anfang Mai lebten noch neun Larven des Kreuzungsversuches. Von ihnen waren fünf Stück ganz erheblich größer und auch weiter differenziert, zwei ungefähr gleichgroß und die beiden letzten sehr viel kleiner als die gleichaltrigen Kontrollarven. Da die 9 Bastardlarven aber unter viel günstigeren Lebensbedingungen aufgewachsen waren, als die erheblich zahlreicheren Kontrollarven, für die je eine Zuchtschale von gleicher Größe benutzt wurde, so dürfte das raschere Wachstum der 5 Bastardlarven einfach auf die besseren Aufzuchtverhältnisse zurückgeführt werden. Hat doch schon R. Hertwig bei seinen ausgedehnten Forschkulturen mehrfach darauf hingewiesen, daß z. B. schon die Wassermenge, die der einzelnen Larve zur Verfügung steht, von großem Einfluß auf ihr Wachstum ist. Trotz sorgfältiger Pflege starben auch die letzten beiden Zwerglarven am 4. und 9. Mai im Alter von 30 bzw. 35 Tagen. Dagegen ließen sich die 2 normal großen und die 5 Riesenlarven erheblich länger am Leben erhalten, sie wurden im Laufe des Juni und Juli, die letzte am 2. August konserviert. Eine von ihnen, die am 23. Juni abgetötet wurde, ist mit einer gleichaltrigen Kontrollarve in Fig. 16 und 17 abgebildet.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei günstigen Aufzuchtbedingungen diese Bastardlarven zur Metamorphose hätten gebracht werden können. Besonders erwähnenswert ist, daß selbst in diesem Alter von 3—4 Monaten an ihnen keinerlei Bastardcharaktere sichtbar geworden waren. Sie unterschieden sich, soweit festgestellt ist, in nichts von typischen reinen Bufo communis Larven.

Die beiden anderen 1914 und 1916 vorgenommenen Kreuzungsversuche führten im allgemeinen zu gleichen Ergebnissen; nur war 1914 die Zahl der überhaupt gefurchten Eier eine viel geringere, und es fehlten die barok gefurchten fast gänzlich. Ein fernerer Unterschied war das völlige Fehlen von ganz normalen Bastardlarven in beiden Versuchen; sämtliche Versuchslarven waren, selbst wenn sie sonst keinerlei Mißbildungen aufwiesen, typische Zwerge, die ein Alter von höchstens 5 Wochen erreichten. Aus dem Versuch von 1914 ist eine solche in Fig. 24 mit einer gleichaltrigen Normallarve (Fig. 25) fünfmal vergrößert abgebildet. Die Fig. 18, 19, 21, 22 zeigen bei 8 facher Vergrößerung Bastardlarven von dem Versuch vom 3. April 1916. Sie haben ein Alter von 12 und 13 Tagen erreicht, die eine hat eine deutlich sichtbare Exkrescenz am Bauch, sowie 2 Schwänze. Zwei gleichaltrige Kontrollen sind bei gleicher Vergrößerung in den Fig. 20 und 23 abgebildet. Bei diesem Versuch wurden verschiedene Eiportionen desselben Weibchens mit Samen von verschiedener Konzentration befruchtet. Jedoch konnte durch die wechselnde Dichte der Besamung die Regelmäßigkeit der Eiteilung nicht wie in den Versuchen von Born beeinflußt werden. Der Prozentsatz der sich normal, unregelmäßig oder barok furchenden Eier war bei allen Eiportionen annähernd derselbe.

C_1. Bufo communis ♀ × Triton taeniatus ♂ und cristatus ♂:

Diese Kreuzungen wurden von meiner Schwester im April 1916 dreimal mit dem gleichen Ergebnis vorgenommen, daß sich ein mehr oder minder großer Teil der Eier höchst unregelmäßig und gegen die Kontrollen auch verspätet furchte, ein anderer Teil an seiner Oberfläche überhaupt keine richtigen Furchen, wohl aber unregelmäßige Höckerbildungen und Einbeulungen zeigte. Schon am Tage, der der Befruchtung folgte, starben viele Eier ab, kein einziges entwickelte sich über ein grobes Morulastadium hinaus. Die Ergebnisse sind also annähernd die gleichen, wie sie Pflüger gleichfalls mit dem Tritonsamen an den Eiern von Rana fusca, später Bataillon an den Eiern von Pelodytes erzielt haben.

D. Versuche mit den Eiern von Bufo viridis.

Die Eier der Wechselkröte, Bufo variabilis oder viridis, sind bisher nur selten zu Kreuzungsexperimenten benutzt worden. Der

Grund hierfür ist wohl in der im Vergleich zu Bufo communis schwierigen Materialbeschaffung und dann auch in der größeren Empfindlichkeit der sehr kleinen, ganz dunkel schwarz pigmentierten Eier zu erblicken. Die Laichzeit beginnt meist 14 Tage später als bei Bufo communis, in Berlin also Anfang bis Mitte April und ist im allgemeinen ziemlich rasch beendet. Ich stellte mit den Eiern der Wechselkröte vier verschiedene Experimente an, indem ich sie mit Bufo communis, Rana fusca, Hyla arborea, Pelobates fuscus kreuzte.

D_1. Bufo viridis ♀ × Bufo communis ♂:

Während, wie unter Nr. C_1 beschrieben, die reciproke Kreuzung eine normale Entwicklung zur Folge hat und sich die Bastardkröten bis nach der Metamorphose züchten lassen, ist das Resultat hier ein ganz anderes. Born, der im Jahre 1884 diesen Versuch zuerst angestellt hat, beschreibt ihn folgendermaßen: Die Mehrzahl der bastardierten Eier teilte sich regelmäßig, eine Minderzahl schwach unregelmäßig. Einige Eier zeigen drei Furchen statt den gewöhnlichen Kreuzfurchen. Am vierten Entwicklungstage zeigen die Kontrolleier alle die Rückenfurche geschlossen. Die Bastardeier sind auf dem Stadium der offenen Rückenfurche. Im Inneren der meisten Eihüllen zeigt sich auf der Oberfläche der Eier eine verdächtige weiße krümliche Masse — Bakterien? —. Am folgenden Tage ist eine noch immer große Anzahl der Bastarde länglich geworden, hat die Saugnäpfe entwickelt und, wie bei den Kröten die Regel, in diesem frühen Stadium das Innere der Gallerthüllen verlassen. Die Kontrolleier haben diese Stufe schon früher erreicht und erscheinen schon länger. Nachdem die Sonne über Mittag heiß auf die Zuchtschalen geschienen hatte, liegen am Nachmittag alle Larven am Boden. Die normal befruchteten entwickeln sich aber weiter, während die Bastarde absterben; man findet sie zum Teil mit geplatzten Bäuchen am Boden des Gefäßes. Es fällt auf, daß diese sehr kleinen Bastarde hellere Bäuche besitzen, als die ganz gleichmäßig schwarzen Larven von Bufo variabilis desselben Entwicklungsgrades. Mit demselben Ergebnis wurden diese Versuche noch einige Male von Born und Pflüger wiederholt.

Ich stellte den Versuch Ostern 1916 zweimal mit dem gleichen Erfolg an. Es sei derjenige vom 22. April näher beschrieben. Abweichend von Borns Resultat war hier unter mehreren hundert Eiern der Prozentsatz der normal zweigeteilten ein überaus großer,

es fanden sich nur ganz vereinzelte leicht unregelmäßig gefurchte Eier. Erst am 24. IV. traten die ersten Unterschiede gegen die Kontrollzucht mit artgleichem Samen auf. Während die Kontrolleier an diesem Tage fast durchweg einen kleinen ringförmigen Urmund gebildet hatten, besaß nur etwa die Hälfte der Bastardeier einen annähernd gleich engen Urmund, die andere Hälfte dagegen zeigte mehr oder minder pathologische Formen der Urmundbildung, wie die Bildung eines Riesendotterpfropfes. Am folgenden Tage hatten sich die Kontrolleier bereits zu kleinen Embryonen mit Kopf und Schwanzhöcker entwickelt, bei denen das Nervenrohr schon geschlossen war. Bei den Bastardeiern dagegen hatte sich bei über 2 Dritteln der perivitelline Raum durch Ausstoßen von Dotterpartikelchen getrübt, es hatte sich eine große Anzahl von Spinae bifidae entwickelt und auch bei den am normalsten gestalteten kleinen Embryonen war das Nervenrohr noch nicht geschlossen.

Noch größer waren die Unterschiede gegen die Kontrolltiere am folgenden Tage. Auffallenderweise waren, während die Normallarven noch sämtlich in ihren Gallerthüllen sich befanden, fast alle Bastarde aus ihrer Hülle gefallen. Der Boden der Zuchtschale war von einer Menge der sonderbarsten Mißbildungen und Teilbildungen bedeckt. Zwei von ihnen, die in gleicher Form besonders zahlreich vertreten waren, sind mit einer gleichalten Kontrolle in Fig. 29—31 abgebildet.

Daneben gab es dann noch eine erhebliche Anzahl besser gebildete Embryonen, die jedoch sämtlich kleiner und kürzer wie die Kontrollen waren und bei denen außerdem auffiel, daß die Bauchpartie ziemlich hell gefärbt war. Für den erheblichen Größenunterschied der Bastarde gegenüber der Reinzucht dürfte vor allem der Dotterverlust verantwortlich gemacht werden, der selbst bei den besser entwickelten Embryonen fast nie fehlte. Da jetzt durch den Verlust der Hüllen die in den perivitellinen Raum ausgestoßenen Dotterpartikelchen frei geworden waren, so war das ganze Wasser in der Zuchtschale durch dieselben getrübt, so daß es notwendig war, die besser entwickelten lebensfähigen Bastarde in neues frisches Wasser überzuführen. Am 29. IV. lebte von der großen Menge der Bastardeier nur noch eine geringe Anzahl, die sich in den nächsten Tagen immer weiter verminderte, indem die Bauchdecken zerplatzten und der dort befindliche Dotter zerfiel. Die Embryonen besaßen sämtlich eine charakteristische bizarre Gestalt, wie sie am besten

durch die Figuren 32—41 veranschaulicht wird. Auf ihnen sind zehn Bastardlarven, fünf aus dem Versuch vom 22. IV., fünf aus dem zweiten Versuch vom 23. IV. mit 2 Kontrollarven (Fig. 42 und 43) abgebildet; sie hatten ein Alter von 9—12 Tagen erreicht. Der durch die dünne Bauchhaut durchschimmernde weißliche Dotter läßt die kugelig vorgewölbte Bauchpartie heller als bei den Kontrollen erscheinen. Bemerkenswert sind ferner noch die erheblichen Größenunterschiede unter den einzelnen Bastardlarven, die sich durch den bereits erwähnten verschieden großen Dotterverlust während oder kurz nach der Gastrulation hinreichend erklärt. Trotz ihrer abnormen Gestalt vermochten diese Larven wenn auch nur schwach zuckende Bewegungen mit ihrem Schwanz auszuführen, wenn sie natürlich auch zu normalen Schwimmbewegungen wie die Kontrolllarven nicht befähigt waren.

Nur die drei ältesten, verhältnismäßig am besten entwickelten Bastardlarven (Fig. 35, 36, 41) vermochten sich durch kreisförmige Schwimmbewegungen auf kurze Strecken im Wasser fortzubewegen. [Zusammen mit einer Kontrollarve photographisch wiedergegeben.]

Der zweite Versuch vom 23. IV. mit den Eiern eines anderen Weibchens hatte genau dieselben Ergebnisse, so daß wir zusammenfassend sagen können: Im Gegensatz zu der reciproken Kreuzung führt die Bastardierung Bufo viridis ♀ × vulgaris ♂ nicht zur Entwicklung normaler lebensfähiger Bastardlarven. Von mehreren hundert gekreuzten Eiern erreicht trotz normaler Zweiteilung kein einziges ein Alter von mehr als 12 Tagen. Während des Gastrulationsprozesses treten starke Abweichungen von der normalen Entwicklung auf, die typische ganz bizarr gestaltete Bastardlarven zur Folge haben. Besonders auffallend ist der ausgedehnte, sonst bei keiner anderen Amphibienkreuzung bisher beobachtete Zerfall der an Dottersubstanz besonders reichen Eipartien sowohl während der Gastrulation als auch noch auf späteren Entwicklungsstadien.

D_2. Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂:

Diese Kreuzung wurde im April 1916 zum erstenmal von mir mit Erfolg ausgeführt, und zwar lieferte sie ähnlich wie die Bastardierung der Eier von Bufo communis mit Hylasamen einen sehr großen Prozentsatz normal sich teilender und auch späterhin sehr gleichmäßig sich entwickelnder Eier. Die ersten Unterschiede

gegen die Kontrollen machten sich während der Gastrulation bemerkbar, die bei den Bastardeiern etwas verzögert, sonst aber fast durchweg normal verlief. Am dritten Tag nach der Befruchtung war der Unterschied noch etwas deutlicher geworden, indem nämlich die Bastardeier noch eine offene tiefe Nervenrinne besaßen, während bei den Kontrollen dieselbe schon zum Verschluß gekommen war. Auch war bei einer Anzahl Bastardeier der Dotterpfropf noch sichtbar, bei einigen war es zur Bildung eines Riesendotterpfropfes gekommen. Diese starben als Spinae bifidae bald ab, die überwiegende Mehrzahl entwickelte sich aber zu Embryonen, die sich von den Kontrollarven nur durch ihre geringere Länge, besonders den kürzeren Schwanz, kleinere Kiemenbüschel und anfangs geringfügige, später allmählich sich verstärkende wassersüchtige Auftreibung der Bauchgegend unterschieden. Daneben waren auch einige stärker mißbildete Embryonen vorhanden. Am zehnten Entwicklungstage schwammen die bestentwickelten Bastardzwerglarven in Gleichgewichtslage im Wasser umher, andere vermochten wegen der Wassersucht sich nur in Seitenlage schwimmend fortzubewegen. Vier von den Bastardlarven, darunter eine fast normale Zwerglarve und zwei stark mißbildete Embryonen sind in den Fig. 44—47 abgebildet. Zum Vergleich diene die aus einem andern Versuch stammende, aber gleichfalls 10 Tage alte Kontrollarve Fig. 43. Zwei Tage später lebten noch 25 Versuchslarven, unter ihnen keine ganz normale, wohl aber eine größere Anzahl von Zwerglarven. Jm Alter von 18 Tagen wurden die letzten konserviert, da eine längere Weiterzucht keinen Erfolg mehr versprach.

D_2a. Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂ nach ¼stündiger Bestrahlung des Samens mit Mesothorium:

Gleich im Anschluß an den vorigen Versuch wurden Eier von demselben Krötenweibchen mit Samen von Hyla arborea befruchtet, der vorher ¼ Stunde lang mit einem Mesothoriumpräparat entsprechend der Stärke von 55 mg Radiumbromid bestrahlt worden war. Trotz der durch die Bestrahlung herbeigeführten Schädigung des Spermachromatins verlief die Eientwicklung in diesem Versuch nicht schlechter als in den vorigen, bei dem unbestrahlte Spermatozoen benutzt worden waren. Eher war sogar das Gegenteil festzustellen, indem die Entwicklung der Eier sich noch etwas gleichmäßiger gestaltete, die stärkeren Mißbildungen nahezu völlig fehlten,

und fast alle Eier mehr oder minder mit Bauchwassersucht behaftete, sonst aber normale Zwerglarven lieferten. Die ältesten erreichten ein Alter von 17 Tagen; sie glichen in jeder Beziehung den im vorigen Versuch beschriebenen Embryonen.

D_3. Bufo viridis ♀ Rana fusca ♂:

Diese Kreuzung, die früher noch nie vorgenommen worden ist, wurde von mir am 22. April 1916 mit dem Ergebnis ausgeführt, daß von mehreren hundert bastardierten Eiern die große Mehrzahl sich regelrecht furchte, daß dann aber die Weiterentwicklung auf dem Blastulastadium stockte. Nur bei wenigen Eiern entwickelte sich noch eine schwach angedeutete Urmundrinne, dann starben sie alle am 3. Tag nach der Befruchtung ab. Das Ergebnis war also ungefähr dasselbe wie bei der von Born und Pflüger beschriebenen, von mir gleichfalls mit demselben Erfolg oftmals wiederholten Kreuzung der Eier von Bufo communis mit Rana fusca-Samen.

D_3a. Bufo viridis ♀ × Rana fusca ♂ nach 4stündiger Mesothoriumbestrahlung des Samens:

Wegen ihrer regelrechten Eiteilungen bot diese Kreuzung ein günstiges Objekt für Bestrahlungsversuche dar. In zwei Versuchen am 22. und 23. April 1916 wurde daher der Samen vor seiner Verwendung zur Befruchtung mit Mesothorium intensiv (55 mg 4 Stunden lang) bestrahlt. Das Ergebnis war das erwartete; die mit dem bestrahlten Sperma bastardierten Eier starben nicht als Blastulae ab, sondern entwickelten sich weit über dies Stadium hinaus zu 2—3 Wochen alten Larven. Die Entwicklung verlief bei fast allen Eiern sehr gleichmäßig, es traten nur ganz vereinzelte pathologische Urmundformen und Spinae bifidae auf, am dritten Tage nach der Befruchtung hatte sich das Nervenrohr schon geschlossen. Der Kopf war allerdings noch nicht so deutlich abgesetzt als bei den Kontrollen; im Alter von 6 Tagen hatten sich die Eier des Mesothoriumversuches zu ziemlich normalen Larven entwickelt, die allerdings mit wenig Ausnahmen bereits deutlich kürzer waren als die gleichalten Kontrollen. Sie vollführten spontan zuckende Bewegungen, und noch 4 Tage später bewegten sich die besten Larven bereits schwimmend im Wasser fort; die Mehrzahl war allerdings

durch eine allmählich immer stärker werdende wassersüchtige Auftreibung des Leibes an einer geordneten Schwimmbewegung behindert, bei anderen war die Wassersucht indes nur sehr geringfügig und einige wenige (in dem einen Versuch 3, in dem andern 4—5 Stück) unterschieden sich überhaupt auch in der Größe nicht von den Kontrollen. Eine solche ganz normale Versuchslarve ist in der Fig. 51 abgebildet, außerdem noch in den Fig. 48—50 eine gegen die Norm verkürzte, sonst aber normal gebildete Zwerglarve sowie zwei stark wassersüchtige Embryonen. Sie haben alle ein gleiches Alter von 10 Tagen erreicht. Die gleichen Verhältnisse zeigen 3 andere 13 Tage alte Larven (Fig. 52—54) von dem 2. Versuch vom 23. April, unter denen sich gleichfalls eine völlig normale, ganz der ebenso alten Kontrolle (Fig. 55) gleichenden Larve (Fig. 54), eine sonst normale Zwerg- und eine stärker mißbildete Larve befinden. In beiden Versuchen wurden die letzten normalsten Larven am 20. Tage konserviert, da sie allmählich schwach wurden, ohne aber sonst irgendwie, auch nicht in ihrer Größe, sich von den Kontrollen zu unterscheiden.

D_4. Bufo viridis ♀ × Pelobates fuscus ♂:

Trotzdem dieser Versuch viermal im Frühjahr 1916 angestellt wurde, gelang es doch nicht, Embryonen aus dieser Kreuzung zu erhalten. Trotz Verwendung von verschieden stark verdünntem Samen blieben viele Eier scheinbar ganz unverändert, bei anderen traten meist sehr verspätet gegen die erste Teilung der Kontrolleier an der Oberfläche Einkerbungen und Falten auf, nur bei wenigen erfolgte eine wirkliche Durchschnürung und Zweiteilung des Eies. Aber auch diese wenigen annähernd normal sich furchenden Eier starben, obgleich sofort von den übrigen isoliert, vor dem Beginn der Gastrulation ab. Nicht besser war das Resultat in zwei weiteren Versuchen, zu denen Pelobatessamen benutzt wurde, der vorher mit dem Mesothoriumpräparat von der Stärke 55 mg Radiumbromid ¼ Stunde bzw. 4 Stunden lang bestrahlt worden war. Auch hier entwickelte sich kein Ei über das Blastulastadium hinaus; auch die Eiteilungen verliefen genau so unregelmäßig wie in den Versuchen mit unbestrahltem Sperma.

E. Versuche mit den Eiern von Rana esculenta.

E_1. Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂:

Born beschreibt das Resultat seiner im Jahre 1883 vorgenommenen Kreuzung folgendermaßen: Nur eine kleine Minorität der bastardierten Esculentaeier furchte sich, doch war der Prozentsatz der geteilten Eier größer als bei der Kreuzung mit Erdkrötensamen; er betrug etwa 19%. Die Furchung erfolgte etwa bei der Hälfte der Eier regelmäßig, bei der anderen Hälfte schwach bis stark unregelmäßig. Ein Teil der befruchteten Eier ging vor oder bald nach Bildung des Ruskonischen Afters zugrunde, ein anderer Teil aber entwickelte die Rückenfurche, dieselbe schloß sich und die Eier wurden länglich. Es erschienen verdächtige weiße Krümel in der Flüssigkeit, in der das Ei innerhalb der innersten Schalenhaut schwimmt; es starben auch bald alle Eier auf verschiedenen Stufen der Entwicklung ab, einige kurz vor dem Ausschlüpfen. Ein einziger Bastard schlüpfte aus, wurde aber auch am folgenden Tage tot aufgefunden. Ein ähnliches Resultat, aber mit einem noch geringeren Prozentsatz befruchteter Eier erzielte Born, wenn er statt des Samens von Bufo viridis denjenigen von Bufo vulgaris benutzte. Ueber das Aussehen der wenigen dem Ausschlüpfen nahen Bastarde bemerkt Born, daß sie ebenso hell aussahen, wie normal befruchtete Eier derselben Stadien. „Es scheint also auch in diesem Fall bei der Bastardierung die Färbung der Bastarde allein vom Ei beeinflußt zu werden.“ Mit gleichem Erfolge führte auch Pflüger diese Kreuzung im Jahre 1883 aus.

Seine und Borns Ergebnisse konnten durch mich im allgemeinen bestätigt, in einigen wichtigen Punkten aber auch ergänzt und erweitert werden. Gerade wegen der Bedeutung, die dieser Kreuzung nach meiner Meinung zukommt, wurde dieselbe sowohl in dem Jahre 1914, wie auch 1915 und 1916 zu wiederholten Malen vorgenommen. Das Ergebnis war in allen Fällen ein ähnliches. Ich werde daher hier die Versuche vom Frühjahr 1914 ausführlicher schildern und dann nur kurz auf einige Besonderheiten der anderen, später angestellten Experimente eingehen.

Am 19. V. 1914 wurden mehrere hundert Eier von 2 verschiedenen Esculentaweibchen mit dem Samen von mehreren Männchen von Bufo viridis besamt. Am folgenden Tag, sowie am 12. VI. wurde der gleiche Versuch noch mit Eiern von 3 weiteren Weibchen wiederholt. Die Eier wurden stets, wie im technischen Teil näher

beschrieben, in flachen Uhrschälchen besamt; nach Beendigung des Kreuzungsexperimentes wurde sofort in der gleichen Weise eine Befruchtung mit artgleichem Samen zur Kontrolle vorgenommen. Da die Eier einen dunklen animalen und einen hellen vegetativen Pol besitzen, so kann man schon lange vor dem Beginn der Teilung diejenigen Eier, die mit Erfolg besamt worden sind, daran erkennen, daß sie ihren animalen Pol auch bei Umwenden des Uhrschälchens stets nach oben, den hellen Pol nach unten drehen. Diese Probe, die schon 1 Stunde nach der Besamung positiv ausfällt, zeigte, daß in allen genannten Versuchen das Besamungsresultat kein günstiges war, denn es drehten sich nur 8—15% der Eier, wobei der Prozentsatz deutlich je nach dem verwendeten Weibchen in den einzelnen Versuchen variierte. Es sei nur nebenbei erwähnt, daß eine größere Anzahl der sich nicht drehenden Eier unter dem Einfluß der Besamung, die schon bei der Bastardierung von Rana esculenta ♀ × Rana fusca ♂ von Born und dann auch von mir beobachtete sogenannte Dellenbildung zeigte. Uns interessiert hier aber vor allem das Schicksal der gedrehten Eier, die also, wie wir annehmen, tatsächlich besamt worden sind. Während aber nun bei allen Kontrolleiern nach etwa 3 Stunden die erste Furche auftrat, war dies zu gleicher Zeit bei den erfolgreich bastardierten Eiern nur bei einem geringen Prozentsatz der Fall; so teilten sich in einem Versuch von 8 gedrehten Eiern nur 2 Eier normal in 2 Blastomeren, in einem zweiten Versuch von 14 Eiern ebenfalls nur 2 Stück, in einem dritten Versuch von 15 Stück sogar kein einziges. Alle anderen blieben zunächst völlig ungeteilt, an einigen konnte man bei genauer Beobachtung mit der Lupe an dem schwarzen Pol allerdings kleine Einschnürungen und Falten an der Oberfläche erkennen, die aber meist nach einiger Zeit verschwanden, so daß die Oberfläche wieder ganz glatt wurde. Stets wurden nun die zu normaler Zeit zweigeteilten Eier isoliert und in einem besonderen Gefäß weiter gezüchtet. Sie teilten sich nach weiteren 1½ Stunden zu gleicher Zeit wie die Kontrolleier zum zweiten Male. Zu dieser Zeit, also 4½ Stunden nach der Besamung, trat nun auch bei der Mehrzahl der bisher noch ungeteilten, gedrehten Eier des Bastardversuches eine Furchung auf, die in einigen Fällen zu einer zwar späten, aber doch normalen Zweiteilung, in anderen Fällen zu einer mehr unregelmäßigen Furchung in 2 ungleich große, wohl auch in 3 oder mehr Blastomeren führte. Einige Eier blieben selbst zu dieser Zeit noch ungeteilt,

bei ihnen verzögerte sich das erste Auftreten von dann meist ganz unregelmäßigen Furchen noch um eine bis zwei weitere Stunden. Es wurden stets auch die verspätet geteilten Eier isoliert und getrennt von den ganz unbefruchteten weiter gezüchtet.

Der weitere Verlauf der Furchung verlief nun bei den zuerst zu normaler Zeit zweigeteilten Bastardeiern in gleichem Tempo wie bei den Kontrollen weiter. Auch die um etwa 1½ Stunden verspätet normal oder doch wenigstens annähernd normal zweigeteilten Eier furchten sich in regelmäßiger Weise weiter, so daß, während die zuerst geteilten Eier 8 geteilt, die verspätet geteilten erst 4 geteilt waren usw.; stets also war ihre Teilung um einen Teilungsschritt hinter derjenigen der zu normaler Zeit geteilten Bastardeier oder der Kontrolleier im Rückstand. Allerdings traten bei den verspätet geteilten Eiern, selbst wenn ihre erste Teilung normal verlaufen war, später oft noch Unregelmäßigkeiten in der Teilung auf, indem die Durchschnürung der einzelnen Blastomeren besonders am vegetativen Pol nicht vollständig erfolgte.

Am nächsten Tag hatten sich die zu normaler Zeit geteilten Eier zu kleinzelligen Morulae entwickelt, die verspätet geteilten waren gleichfalls kleinzellig geworden, jedoch sah man bei Lupenvergrößerung mehrfach bei ihnen einen mehr oder minder großen rundlichen ungeteilten Bezirk an der Oberfläche. Die ersten stärkeren Abweichungen von der normalen Entwicklung machten sich aber bei allen Bastardeiern erst am folgenden Tage bei dem Gastrulationsprozeß bemerkbar.

Betrachten wir zunächst erst einmal die gleichzeitig mit den Kontrolleiern geteilten Eier, so war bei einigen von ihnen die Urmundbildung ganz normal, wenn auch gegen die Norm etwas verspätet, bei anderen war sie stärker gestört, und es entwickeln sich aus diesen Eiern typische Spinae bifidae. Viel schlechter war dagegen das Bild, das die verspätet geteilten Eier zu dieser Zeit darboten. Ein großer Teil, wozu alle Eier gehörten, deren Teilung stark unregelmäßig verlief, war vor oder im ersten Beginn der Gastrulation abgestorben. Bei anderen war es zu einer Riesendotterpfropfbildung gekommen und nur diejenigen Eier, die sich normal, wenn auch um einen Teilungsschnitt verspätet, zweigeteilt hatten, bildeten auch einen fast normal engen Urmund.

Zwei Tage später hatten sich die frühzeitig geteilten Eier, soweit sie nicht Spinae bifidae geworden waren, zu annähernd nor-

malen kleinen Embryonen mit Kopf und Schwanzhöcker weiter entwickelt, die sich von gleichaltrigen Kontrollarven nur durch eine etwas geringere Länge unterschieden. Von den verspätet zweigeteilten Eiern hatten sich die normaleren ebenfalls zu kleinen Embryonen entwickelt, jedoch war bei fast allen an der Körperoberfläche eine größere oder kleinere Partie weißlich verfärbt und nekrotisch geworden. Daneben fand man noch eine größere Anzahl Spinae bifidae und Teilbildungen, sämtlich mit stellenweisen Zerfallserscheinungen. Diese starben alle im Laufe der nächsten Tage ab.

Während bis zum vierten und fünften Tag die zu normaler Zeit geteilten Eier sich sichtlich besser als die verspätet geteilten entwickelten, änderte sich später dies Bild. Die aus den erstgenannten Eiern gewonnenen Larven blieben in ihrem Wachstum hinter denjenigen der Kontrollen immer weiter zurück, sie wurden wassersüchtig und starben sämtlich im Laufe der ersten 14—19 Tage ab. Die Abbildungen 56, 57, 59—61 zeigen uns solche 13 und 16 Tage alte Larven mit gleichalten Kontrollen (Fig. 58, 62) zum Vergleich.

Bei den wenigen aus den verspätet zweigeteilten Eiern gezüchteten Embryonen gestaltete sich die Entwicklung dagegen erheblich besser; zwar war auch ein großer Teil von ihnen nicht längere Zeit lebensfähig, da die schon erwähnten nekrotischen Partien an der Oberfläche sich ablösten und der dadurch entstandene Defekt oft den Tod der Larve herbeiführte. Schön ist der partielle Zerfall, der sich hier gerade an der Stelle des Afters befindet, zu sehen an dem Embryo, der 11 Tage alt in Fig. 63 abgebildet ist. Abgesehen von diesem Defekt, der natürlich den Tod des Tieres herbeiführte, war es aber ebenso wie ein anderer (Fig. 64) abgebildeter Embryo viel normaler entwickelt, als etwa die Embryonen (Fig. 56, 57, 59, 60), die von frühzeitig geteilten Eiern abstammen. Es fehlte vor allem bei ihnen die wassersüchtige Auftreibung des Leibes. Sehr schön sind auch die soeben besprochenen Verhältnisse an den in den Fig. 66 und 67 photographisch dargestellten Embryonen zu erkennen. Sie rühren von ein und demselben Versuch vom 19. V. 1914 her und haben ein Alter von 19 Tagen erreicht. Der wassersüchtige kurzschwänzige Embryo (Fig. 66) stammt von einem zu normaler Zeit zweigeteilten Ei, während der erheblich längere und schlankere Embryo (Fig. 67), der sich von der Kontrollarve (Fig. 68) fast nur durch die Abbiegung des Schwanzes unterscheidet, aus einem Ei

sich entwickelt hat, das sich um einen Teilungsschritt verspätet regelrecht zweigeteilt hatte.

Während der soeben erwähnte wassersüchtige Embryo der letzte war, der von den frühzeitig geteilten Eiern noch erhalten blieb, lebten von den verspätet zweigeteilten außer dem in Fig. 67 abgebildeten Embryo noch 7 weitere Larven, die sich von normalen Kontrollen fast gar nicht unterscheiden ließen. Drei von ihnen mußten Ende Juni konserviert werden, weil sich leichte Entwicklungsstörungen bei ihnen zeigten. Zwei sind in den Fig. 69 und 70 mit einer Kontrollarve (Fig. 71) bei fünffacher Vergrößerung abgebildet, sie haben ein Alter von 36, resp. 38 Tagen erreicht. Der Rest von 4 Larven ließ sich dagegen ohne Mühe weiter am Leben erhalten. Durch den Ausbruch des Krieges konnte auf ihre Pflege keine große Sorgfalt mehr verwendet werden; infolge dieser ungünstigen Ernährungsverhältnisse ist es wohl zu erklären, daß sie, ebenso wie eine Anzahl normaler Kontrollarven, im Sommer 1914 nicht mehr zur Metamorphose kamen; trotzdem lebten sie noch weit bis in den Winter hinein, 3 Stück, die wegen ihrer Größe beinahe schon neotonische Larven genannt werden konnten, wurden im Januar—März 1915 abgetötet, eine lebte sogar noch im Frühjahr 1915 als große neotonische Larve, die Länge ihres Rumpfes betrug 1,5 cm, die des Schwanzes 1,9 cm, ihre Gesamtlänge 3,4 cm; sie wurde, da sie nicht zur Metamorphose kam, im Juni 1915 konserviert. An allen diesen Larven konnten irgendwelche Bastardcharaktere nicht aufgefunden werden; das Auftreten von neotonischen Erscheinungen hängt wohl auch nicht mit der Bastardierung zusammen, da es an einigen Kontrollarven, die unter gleichen Lebensbedingungen sich befanden, ebenfalls beobachtet wurde.

Der Versuch vom Jahre 1915 lieferte gleiche Ergebnisse; von den besamten und der Schwere nach sich mit dem vegetativen Pol nach unten drehenden Eiern teilten sich vereinzelte zu gleicher Zeit wie die Kontrolleier, eine größere Anzahl um einen oder auch mehrere Teilungsschritte verspätet. Da jedoch offenbar die zu dem Versuch benutzten Eier, wie die Entwicklung der Kontrolleier zeigte, bereits überreif gewesen waren, so war das spätere Resultat kein günstiges. Immerhin wurde von den verspätet zweigeteilten Eiern ein ganz normaler Embryo erhalten, der mehrere Wochen lebte; von den zu normaler Zeit zweigeteilten Eiern erreichte keins ein Alter von über 2 Wochen.

Ueber die Versuche vom Jahre 1916, die meine Schwester anstellte, ist folgendes zu berichten. Am 31. Mai wurden mehrere hundert Esculenta-Eier von 2 verschiedenen Weibchen in mehreren Portionen hintereinander mit dem Samen von Bufo viridis befruchtet. Bei den Eiern des einen Weibchens betrug das Befruchtungsresultat, festgestellt an der Zahl der gedrehten Eier, 15—20%, bei dem anderen Weibchen sogar fast 50%. Von diesen gedrehten Eiern teilten sich nach 3 Stunden zu normaler Zeit vom ersten Weibchen etwa der vierte Teil, vom zweiten Weibchen der siebente Teil. Die Teilung sämtlicher übrigen Eier erfolgte entweder um einen Teilungsschritt verspätet und war dann bei einer großen Anzahl von ihnen ziemlich regelmäßig, bei anderen verspätete sie sich aber noch mehr. Die Teilung wurde dann, wenn sie eintrat, fast immer unregelmäßig und führte zur Zerlegung der Eier in zwei oder auch mehr ungleich große Blastomeren. Fast stets, bei vielen Eiern bereits nach 3 Stunden, zeigten sich an der ungefurchten Oberfläche die schon vorher erwähnten Faltungen und Einkerbungen, so daß es oft den Anschein hatte, als wollte das Ei sich teilen; dann aber gingen diese Erscheinungen, die uns lebhaft an diejenigen erinnerten, die wir bei einer Fischkreuzung, Crenilabrus pavo ♀ × Smaris alcedo ♂ beobachtet hatten, wieder zurück. Einige gedrehte, also wohl sicher befruchtete Eier waren übrigens nach 6 und 7 Stunden noch immer ungeteilt.

Es wurden nun die zu normaler Zeit geteilten Eier isoliert und getrennt als Kultur I von den verspätet geteilten Kultur II weitergezüchtet. Am 2. VI. hatten die bastardierten Eier gastruliert, in beiden Kulturen war der Gastrulationsprozeß nur bei einem Teil der Eier annähernd regelrecht verlaufen, bei vielen hatten sich Riesendotterpröpfe und am nächsten Tage Spinae bifidae entwickelt, sie starben alle in den nächsten Tagen ab. Am 9. VI. war bei zahlreichen Embryonen der Kultur I starke Bauchwassersucht aufgetreten, sämtliche waren viel kürzer als die Kontrollarven. Jn Kultur I war ebenfalls ein großer Teil der Embryonen verkrüppelt, sie zeigten partielle Zerfallerscheinungen an ihrer Körperoberfläche, der perivitelline Raum war oftmals durch Dotterpartikelchen getrübt. Auch bei ihnen waren einige wassersüchtig, einige wenige glichen mehr den normalen Kontrollen. Im Laufe der nächsten 14 Tage starben die meisten Embryonen in beiden Kulturen ab oder wurden vorher konserviert. Von der Kultur I ist der älteste, der ein Alter

von 21 Tagen erreicht hat, in Fig. 75 mit einer Kontrollarve (Fig. 76) abgebildet. Man sieht deutlich die starke wassersüchtige Auftreibung der Bauchgegend und die Verkürzung des Schwanzes. — Von der Kultur II sind zwei 26 Tage alte Larven mit einer Kontrolle in den Fig. 72—74 photographisch dargestellt. Der eine von ihnen ist ebenfalls ziemlich stark wassersüchtig, bei beiden ist der Schwanz nicht gerade gestreckt, sondern am Ansatz winklig abgebogen; doch ist die Verkürzung des Schwanzes lange nicht so erheblich als bei der Larve (Fig. 75) aus der Kultur I. Es lebten aus der Kultur II noch 3 weitere ähnlich wie diese aussehende Larven, die eine von ihnen wurde am 30. VI., die beiden anderen am 3. VII. im Alter von 33 Tagen konserviert. Eine ganz normale lebensfähige Larve wurde also diesmal aus den verspätet zweigeteilten Eiern, trotz ihrer relativ großen Anzahl, nicht erhalten, jedoch verlief ihre Entwicklung in einer größeren Anzahl von Fällen erheblich besser als bei den zu normaler Zeit geteilten Eiern der Kultur I, was sich ja besonders auch in dem verschiedenen Alter (33 zu 21 Tagen), das sie erreichten, ausspricht.

E_2. Rana esculenta ♀ × Pelobates fuscus ♂:

Dieser Versuch wurde bereits im Mai 1914 von mir zweimal mit demselben Erfolg vorgenommen. Etwa eine Stunde nach der Besamung drehte sich ein erheblicher Teil der Eier (etwa 30—50%), die Spermatozoen hatten also mit Erfolg die Hüllen passiert und waren in die Eier eingedrungen. Nach Ablauf von weiteren 2—2½ Stunden hätte nun die Zweiteilung auftreten müssen. Dies geschah jedoch nicht, vielmehr blieben alle Eier an ihrer Oberfläche zu dieser Zeit noch gänzlich unverändert und erst nach 1—2 weiteren Stunden konnte man an ihrem animalen Pol Faltungen und Einkerbungen der Oberfläche beobachten, die oft konzentrisch nach einem Punkt zusammenliefen, so daß man fast den Eindruck gewann, als sollte hier eine kleine Plasmapartie, etwa vergleichbar einem Richtungskörper, abgeschnürt werden. Hierzu kam es jedoch nicht, vielmehr wurde die Oberfläche meist wieder auf kurze Zeit glatt und erst später, etwa 5—6 Stunden nach der Besamung, traten richtige Furchen auf, die jedoch durch ihren gänzlich unregelmäßigen Verlauf und ihr simultanes Auftreten zu mehreren zu einer Zerlegung der Eier in ganz ungleiche Blastomeren führten. Nur wenige Eier

teilten sich etwas regelmäßiger. Durch diese höchst abnorme Furchung war natürlich das Schicksal der Eier besiegelt, sie starben sämtlich spätestens auf dem Blastulastadium ab. Hieran wurde auch nichts geändert, als in einem dritten Versuch Pelobatessamen verwandt wurde, der vorher 1/4 Stunde lang mit einem schwachen Radiumpräparat bestrahlt worden war. Die Eiteilung verlief ebenso unregelmäßig wie bei den Versuchen mit unbestrahltem Samen. Jedoch sei bemerkt, daß die Bestrahlung zu schwach war, um das Spermachromatin vermehrungsunfähig zu machen und so eine Ausschaltung desselben zu erzielen.

F. Parthenogenesisversuche an den Eiern von Bufo communis und Pelobates fuscus mit Samenfäden, deren Kernsubstanz auf chemischem oder physikalischem Wege geschädigt wurde.

Am Schlusse des experimentellen Teiles soll noch über einige Versuche berichtet werden, die zum Teil eine erhebliche Zahl parthenogenetischer Larven von Bufo communis und Pelobates fuscus mit haploidem Kernapparat geliefert haben, und die deshalb auch für die Ergebnisse vorliegender Untersuchung von Wichtigkeit sind.

Jm Frühjahr 1914 versuchte ich durch einige andere chemische Substanzen dieselben Effekte zu erreichen, wie mein Vater und später meine Schwester und ich sie durch Einwirkung des Methylenblau auf die tierischen Samenfäden erzielen konnten. Ich benutzte zu meinen Versuchen zwei basische Farbstoffe, das Bismarckbraun, das zur Vitalfärbung ja oft benutzt wird, und das Methylgrün, das durch eine besonders große Affinität zu den Kernsubstanzen ausgezeichnet ist. Außerdem verwandte ich noch das borsaure Cholin, das infolge der Empfehlungen von Werner als Heilmittel gegen das Carcinom benutzt wird und hierbei eine ähnliche elektive Wirkung auf die Kernsubstanzen entfalten soll, als die Radium- und Röntgenstrahlen. Von dem Bismarckbraun, das bis zur Sättigung in Wasser gelöst war, kam eine 0,03% Lösung, von dem Methylgrün eine 0,1% Lösung und von dem 10% borsauren Cholin, wie es von der chemischen Fabrik Charlottenburg unter dem Namen Encytol geliefert wird, eine 0,1% Lösung zur Anwendung. Alle diese chemischen Flüssigkeiten werden im Verhältnis 1 : 1 mit konzentrierter Samenmilch von Rana fusca vermischt. Nach einem Aufenthalt von 1/2 Stunde bei dem Bismarckbraun, von 2 Stunden bei dem Methylgrün und von 5 Stunden bei dem Cholin waren die

Spermatozoen noch lebhaft beweglich und zur Befruchtung fähig; ja in der Cholinlösung war ihre Beweglichkeit eher noch gegen die Norm gesteigert. Trotzdem man aber bei der angeblichen Affinität der drei chemischen Substanzen zu den Zellkernen eine Schädigung derselben hätte erwarten können, verlief die Entwicklung der Eier, die mit also vorbehandelten Samenfäden befruchtet worden waren, völlig normal, ein deutliches Zeichen, daß die Kernsubstanz der Samenfäden nicht geschädigt war.

Ebenso erfolglos blieb ein weiteres Experiment, in dem versucht wurde, die Samenfäden und besonders ihre Kernsubstanz durch Kälte zu beeinflussen. Ein Hoden von Rana fusca wurde 16 Stunden einer Temperatur von — 4° C ausgesetzt. Wurde der alsdann ganz fest durchgefrorene Hoden langsam wieder aufgetaut, so blieben die Samenfäden zur Befruchtung geeignet. Die Entwicklung der mit ihnen befruchteten Eier verlief jedoch völlig normal.

Es sei jedoch hier bemerkt, daß die Entwicklung der Larven in diesen Kälte- und chemischen Versuchen stets nur etwa 14 Tage lang verfolgt wurde, so daß es immerhin nicht ausgeschlossen ist, daß sich später doch noch nachteilige Folgen, die durch die Vorbehandlung der Spermien verursacht worden waren, bei der Entwicklung des Zeugungsproduktes hätten herausstellen können. Dieser Umstand erklärt wohl, warum ich bei einem Versuch mit Extrakt von Schilddrüse, den ich 2 Stunden lang auf die Samenfäden von Rana fusca einwirken ließ, keinen Einfluß auf die Entwicklung des Zeugungsproduktes beobachten konnte, während Romeis, der unabhängig und wohl etwa gleichzeitig mit mir denselben Versuch anstellte, eine deutlich beschleunigte Differenzierung und frühere Metamorphose seiner auf die gleiche Weise gewonnenen Froschlarven erzielte.

Nachdem es sich also herausgestellt hatte, daß durch die Vorbehandlung der Samenfäden mit Bismarckbraun, Methylgrün und Cholin, und ebenso durch die Kälte keine erheblichen Schädigungen ihrer Kernsubstanz zu erzielen waren, benutzte ich wieder nach den Angaben von O. Hertwig eine 0,05% Lösung von Methylenblau, die mir den gewünschten Effekt ergab. Ebenso wie in meiner Arbeit über Parthenogenesis durch Radiumbestrahlung, so konnte ich jetzt durch Vorbehandlung der Samenfäden von Rana fusca mit Methylenblau eine parthenogenetische Entwicklung der Eier von Bufo communis hervorrufen, die mit diesen Samenfäden kreuz-

befruchtet worden waren. Während sonst bei dieser Kreuzung die Eier normalerweise stets auf dem Blastulastadium absterben, entwickeln sich die mit Methylenblau- oder Radiumsamen befruchteten Eier zu haploidkernigen, allein mütterliches Chromatin in ihren Kernen führenden parthenogenetischen Larven, die im günstigsten Fall ein Alter von 7 Wochen erreichen und sich nur durch ihren Zwergwuchs von normalen Kontrollarven unterscheiden. Es machte dabei im Endresultat keinen Unterschied aus, ob die Samenfäden vor Verwendung zur Befruchtung intensiv bestrahlt oder mit der 0,05% Methylenblaulösung während ½—2 Stunden behandelt oder auch gleichzeitig den Einwirkungen der chemischen Substanz und der Strahlung ausgesetzt worden waren, einen Versuch, den ich zweimal anstellte und aus dem die auf den Fig. 26 und 28 mit einer Kontrolle (Fig. 27) zum Vergleich abgebildeten Larven stammen. Zum Beweise, daß es sich in diesen Versuchen tatsächlich um eine Entwicklung mit haploiden Kernen handelt, wurden die Medullakerne von der in Fig. 28 abgebildeten Larve sowie der Kontrolllarve Fig. 27 gemessen. Dabei ergab sich bei 1000facher Vergrößerung als mittlerer Radius für das Versuchstier 3,15 cm, für die Kontrolle 4,1 cm bzw. für r^3 die Zahlenwerte: 0,313 und 0,689. Die Kernvolumina der beiden Larven verhalten sich also annähernd wie 1 : 2.

Ein weiterer Parthenogenesisversuch wurde Ostern 1916 an den Eiern von Pelobates fuscus angestellt, indem sie mit artgleichem Sperma besamt wurden, das vor seiner Verwendung zur Befruchtung einer intensiven Radiumbestrahlung (Mesothoriumpräparat entsprechend 55 mg Radiumbromid in 1 cm Abstand 4 Stunden lang) ausgesetzt worden war. Bis zur Gastrulation verlief die Entwicklung normal, dann machte sich eine gewisse Verzögerung bei dem Schlusse des Urmundes und der Bildung der Medullarwülste bei den Eiern des Radiumversuches gegenüber den Kontrolleiern bemerkbar. Jedoch erst am folgenden, dem 4. Entwicklungstage wurden die Unterschiede deutlicher, eine Anzahl der Radiumeier hatte sich zu deutlich mißbildeten Embryonen entwickelt, besonders waren Störungen bei der Nervenrohrbildung zu bemerken. Auch die normaler gebildeten Embryonen waren bereits kürzer und in der Bauchgegend dicker als die Kontrollen. Während der beiden nächsten Tage machte sich eine bauchwassersüchtige Auftreibung des Bauches bei den Radiumembryonen immer stärker bemerkbar,

so daß schon eine ganze Reihe von ihnen abstarben. Am siebenten Entwicklungstage lebten noch 14 von 32 gastrulierten Eiern; im Alter von 11 Tagen mußten die drei letzten Embryonen konserviert werden. Der bestentwickelte sowie eine gleichalte Kontrolle ist bei 5 facher Vergrößerung in den Textfiguren 1 und 2 abgebildet.



Fig. 1. Fig. 2.

Er ist stark wassersüchtig und nur etwa halbsolang als die Kontrolle. Augen, Ohrbläschen, Zentralnervensystem, Darm, Herz sind bei ihm, wenn auch teilweise nicht ganz normal, entwickelt; besonders auffallend ist die abnorme Kleinheit aller dieser Organe. Bei dem in Textfig. 1 abgebildeten sowie einem anderen gleichalten Radiumembryo wurden die Kerne der Medulla bei 1000 facher Vergrößerung gemessen, der mittlere Radius betrug 3,47 cm, bei der Kontrolle Textfig. 2 dagegen 4,28 cm. Daraus ergaben sich für die Volumina: 0,418 und 0,414 cbcm für die Radiumversuchslarven und 0,784 cbcm für die Kontrolle. Ihre Volumina verhalten sich also ungefähr wie 1 : 2; die Kerne der Larven des Radiumversuches sind also haploid.

IV. Allgemeiner Teil.

I. Die Ursachen der unregelmäßigen Furchung bastardierter Eier.

Nachdem ich in dem vorhergehenden Abschnitt meiner Arbeit über eine größere Reihe teilweise zum erstenmal vorgenommener

Kreuzungsversuche berichtet habe, will ich nunmehr die Versuchsergebnisse zusammenfassend besprechen. Zunächst kann ich den Satz von Pflüger bestätigen und durch neue Beispiele bekräftigen, daß in der Tauglichkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte ein und derselben Spezies zur artfremden Befruchtung ein umgekehrtes Verhältnis bei den Amphibien besteht. So lassen sich die Eier von Rana fusca und Pelobates fuscus nur mit sehr geringem Erfolge bastardieren (Versuche A und B), dagegen ist ihr Samen zu Kreuzungsversuchen sehr brauchbar (Versuch C_3, D_3, D_4, E_2). Andererseits eignen sich die Eier von Bufo communis und Bufo viridis, sowie von Rana esculenta trefflich für Bastardierungsexperimente (Versuche C, D, E), ihre Samenfäden hingegen vermögen nur eine geringe Anzahl artfremder Eier mit Erfolg zu befruchten (Versuch C_1, D_1, E_1).

Im Anschluß an Pflüger läßt sich diese Erscheinung wohl in der Weise erklären, daß diejenigen Eier, die durch die Beschaffenheit ihrer Hüllen (Gallerte) oder der Eioberfläche gegen das Eindringen von artfremden Samenfäden gut geschützt sind, auch sehr kräftige, mit spitzem Kopfstück (Rana fusca, Pelobates) versehene arteigene Samenfäden zur Sicherung ihrer Befruchtung besitzen, daß dagegen zu Eiern mit schwach entwickeltem Schutz gegen das Eindringen von artfremden Samenfäden auch artgleiche Spermien mit nur schwachem Durchdringungsvermögen gehören.

Diese bei den Amphibien bestehenden Verhältnisse erklären uns ganz gut, warum so wenig reciproke Kreuzungen bei ihnen mit Erfolg ausführbar sind (bisher nur die beiden Bufoarten, Versuche C_1 und D_1); ihre Berücksichtigung wird uns ferner oft schon vor Vornahme des Kreuzungsexperimentes sein Ergebnis voraussagen lassen, so werden z. B. die Eier von Hyla arborea sich höchst wahrscheinlich mit Samen von Rana fusca oder Pelobates fuscus erfolgreich befruchten lassen, viel unsicherer wird dagegen das Ergebnis bei Verwendung von Krötensamen sein. Doch müssen wir uns hüten, diese bei den Amphibien beobachteten, durch den besonderen Bau ihrer Geschlechtsprodukte zu erklärenden Verhältnisse auf andere Tierklassen zu übertragen.

Von allgemeinerer Bedeutung und daher wichtiger ist die folgende Frage: woher kommt es, daß von den mit Erfolg kreuzbefruchteten Eiern soviele mehr oder minder starke Abweichungen

vom regelrechten Furchungstypus aufweisen? Mit Ausnahme der Kreuzungen der beiden nahe verwandten Bufoarten (Versuche C_1 und D_1) lieferten alle anderen von mir beschriebenen Experimente stets einen gewissen Prozentsatz unregelmäßig sich furchender Eier, ja oft teilte sich kein einziges bastardiertes Ei normal. Wir haben schon in der Einleitung die von Born hierfür gegebene Erklärung erwähnt, der die abnorme Teilung auf das Eindringen mehrerer Samenfäden statt eines einzelnen zurückführte. Born konnte den Beweis hierfür in einer Anzahl von Fällen durch sorgfältige mikroskopische Beobachtung an Schnitten führen, so besonders für die Kreuzung Rana arvalis ♀ × Rana fusca ♂; ob aber, wie Born damals meinte, alle Fälle von unregelmäßiger Furchung bei den Amphibienkreuzungen sich durch Polyspermie erklären lassen, erscheint mir nach dem Ausfall meiner Experimente doch recht zweifelhaft.

Bei seinen Kreuzungen konnte Born das Ergebnis der Eiteilung dadurch beeinflussen, daß er Samen von wechselnder Konzentration benutzte. Besamte er sehr dicht, so war der Erfolg der, daß sich fast alle Eier stark unregelmäßig teilten. Verminderte er die Konzentration des Samens, so wurde die Zahl der unregelmäßig sich furchenden Eier geringer, eine größere Anzahl teilte sich regelmäßig, aber es blieb auch eine mit abnehmender Samenmenge sich stetig steigernde Zahl von Eiern ganz unbefruchtet. Dies Ergebnis bietet, wie leicht ersichtlich, eine gute Stütze für Borns Theorie. Bei anderen von mir ausgeführten Kreuzungen war diese Abhängigkeit des Furchungsverlaufes von der Konzentration des Samens dagegen nicht nachzuweisen, wie schon früher bei der Beschreibung der Versuche ausdrücklich erwähnt wurde; besonders die Ergebnisse der Versuche D_4 und E_2 sind mit der Bornschen Theorie nur schwer in Einklang zu bringen. Hier blieben trotz starker Samenkonzentration stets eine große Anzahl Eier (über 50%) unbefruchtet. Alle übrigen teilten sich stark unregelmäßig. Nach Borns Annahme wären diese also mehrfach befruchtet. Der große Prozentsatz gänzlich unbefruchteter Eier zeigt aber an, daß die Samenfäden im allgemeinen einen beträchtlichen Widerstand beim Eindringen in das Ei zu besiegen haben, und wenn dieser auch bei den einzelnen Eiern individuell verschieden groß ist, so müßte es doch Eier geben, in die nur ein Samenfaden einzudringen vermag, und die sich dann normal zweiteilen müßten. Solche normal zweigeteilten Eier fehlten

aber gänzlich in den erwähnten Versuchen. Hier versagt also offenbar die Born sche Erklärungsweise.

Ebenso wird durch die Born sche Theorie die mehrmals von mir beschriebene Verzögerung der Eiteilung, die in manchen Fällen (z. B. Versuch E_1) viel auffälliger war als die Unregelmäßigkeit der einschnürenden Furchen, nicht zur Genüge erklärt. Denn Born beobachtete bei seinen Versuchen Ausbleiben der Teilung zu normaler Zeit nur bei solchen Eiern, die, infolge der Unmenge der eingedrungenen Spermatozoen aufs schwerste geschädigt, entweder ganz unfähig zu jeglicher Teilung geworden waren oder doch nach einigen wenigen höchst unregelmäßigen, verspäteten Furchungen abstarben. Gerade in dem Versuche Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ haben sich aber aus verspätet geteilten Eiern nach regelrechter Zweiteilung normale Embryonen entwickelt. Somit glauben wir, daß noch andere Faktoren zur Erklärung der merkwürdigen von uns beschriebenen Fälle von abnormem Furchungsverlauf herangezogen werden müssen, die entweder im Verein mit der Polyspermie oder auch allein für sich wirksam sind.

Es muß bei sorgfältiger Betrachtung unserer Versuchsergebnisse auffallen, daß gerade bei den sehr artfremden Bastardierungen (Versuche C_4, D_4 und E_2 mit Triton- und Pelobatessamen) die Eiteilung in der Regel viel unregelmäßiger verläuft, als bei Benutzung näher verwandter Spezies. Es wäre denkbar, daß der stark artfremde Samenfaden wohl in das Ei eindringt und es aktiviert, so daß es sich polar orientiert, daß aber der Spermakopf schon in den oberflächlichen Eischichten stecken bleibt und sich gar nicht dem Eikern anlagert. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch Angaben von Bataillon, der ein derartiges Verhalten der Spermakerne bei der Kreuzung Pelodytes punctatus ♀ × Triton alpestris ♂ schildert. Auch hier ist das Ergebnis eine sehr unregelmäßige Eifurchung, die jedoch Bataillon nicht befriedigend zu deuten vermochte. Erst Herlant hat in seiner Arbeit über die traumatische Parthenogenese bei Amphibien für die oftmals abnorme Furchung der durch diese Methode gewonnenen parthenogenetischen Froscheier eine Erklärung gegeben, die auch auf den Fall von Bataillon anwendbar ist. Sie ist kurz folgende:

Durch die Untersuchungen von Bataillon, Brachet, Henneguy und Herlant wissen wir, daß die Froscheier durch den Anstich mit einer feinen Nadel sich zur Entwicklung

anregen lassen, daß aber die Eiteilungen oft sehr unregelmäßig und verspätet eintreten. Herlant hat nun durch mühsame mikroskopische Untersuchungen nachgewiesen, daß bei den durch Anstich aktivierten Eiern der Eikern sich zu normaler Zeit teilt. Infolge der haploiden Beschaffenheit des Kernapparates ist aber die Furchungsspindel kürzer als die normale Spindel im befruchteten Ei und vermag daher nicht die Plasmateilung auszulösen. Diese kann erst erfolgen, wenn durch Einführen eines Fremdkörpers, z. B. eines Blutkörperchens in das Ei accesorische Strahlungen auftreten, die die abnorm kurze Spindel in eine mehr periphere Lage drängen. Auf diese Weise erklärt Herlant die besseren Furchungsresultate, wenn die Eier vor dem Anstechen mit Blut benetzt werden, wodurch das Eindringen eines Fremdkörpers in das Ei beim Anstich begünstigt wird.

Es ist nun leicht verständlich, daß diese Erklärungsweise Herlants sich auch auf den Fall von Bataillon und vielleicht auch auf mehrere unserer Versuche anwenden läßt; denn die Eier, in die die artfremden Samenfäden eingedrungen sind, ohne daß es zu einer Aneinanderlagerung des Samenkerns an den Eikern gekommen ist, befinden sich ja in der gleichen Lage, wie die durch Anstich aktivierten Eier Herlants. Auch bei ihnen wird die Furchungsspindel infolge der halben Chromosomenzahl des Eikerns abnorm kurz sein, und es wird davon abhängen, ob der oder die in der Eiperipherie liegen gebliebenen Spermaköpfe accessorische Strahlungen zu entwickeln vermögen, und so eine mehr oder minder regelmäßige Eiteilung erfolgen kann. Wir werden im folgenden Abschnitt unserer Arbeit den Nachweis erbringen können, daß tatsächlich bei mehreren unserer Kreuzungsversuche eine Ausschaltung des väterlichen Kerns von der Entwicklung stattfindet, wodurch natürlich der soeben gegebene Erklärungsversuch für die abnorme Eifurchung erheblich an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Jedoch sei darauf hingewiesen, daß auch noch andere Erklärungsmöglichkeiten vorliegen. So konnten meine Schwester und ich bei der Fischkreuzung Crenilabrus pavo ♀ × Smaris alcedo ♂ durch mikroskopische Untersuchung an Schnitten nachweisen, daß stets nur ein Samenkern in das Ei eindringt, sich dem Eikern anlagert, daß die Spindel mit der Strahlungsfigur sich ausbildet und aus dem ruhenden Kopulationskern die diploide Zahl von Chromosomen hervorgeht, die sich teilen, je zur Hälfte nach beiden Spindel-

polen auseinanderweichen und dort wieder je einen bläschenförmigen Kern bilden. Trotz dieser normalen Kernsegmentierung unterblieb jedoch die Plasmateilung, wohl zeigten sich an der Eioberfläche Einschnürungen und Faltelungen, aber diese Erscheinungen gingen wieder zurück, ohne daß es zu einer tiefen Ein- und Durchschnürung des Eies kam. Oft wiederholte sich dies Phänomen an der Eioberfläche auch noch bei den nächsten Kernteilungen, so daß schließlich in dem ungeteilten Ei eine große Anzahl Furchungskerne vorhanden war. Als Grund für diese sonderbare Erscheinung glaubten wir eine abnorme Spindeleinstellung im Eiplasma verantwortlich machen zu können. Es wäre immerhin denkbar, daß auch bei unseren Amphibienkreuzungen aus gleicher Ursache trotz monospermer regelrechter Befruchtung ähnliche Störungen der Eiteilung auftreten, zumal ja die äußeren Erscheinungen wie verspätete Eiteilung und Auftreten von Falten an der Eioberfläche in beiden Fällen recht ähnliche sind.

Eine andere Möglichkeit wäre ferner noch die Bildung eines Monasters statt eines Dyasters bei der ersten Kernteilung und dadurch bewirktes Ausbleiben der normalen Eiteilung. Für einen Fall, nämlich die Kreuzung Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ glaube ich diese Erklärungsweise auch jetzt schon ohne mikroskopische Untersuchung als richtig annehmen zu dürfen. Da die bei dieser Bastardierung beobachteten Erscheinungen bei der Eiteilung sich in bemerkenswerter Weise von denjenigen bei den übrigen Kreuzungsversuchen unterscheiden, sei hier auf diesen interessanten Fall etwas näher eingegangen.

Wie unter E_1 beschrieben wurde, teilt sich bei dieser Kreuzung ein Teil der Eier zu normaler Zeit, ein anderer Teil genau um einen Teilungsschritt verspätet regelrecht in zwei Blastomeren. Der Zweiteilung folgt später in beiden Fällen nach je gleichem Zeitintervall die normale Vier- und Achtteilung. Die bei den verspätet sich teilenden Eiern an der Eioberfläche zu beobachtenden Einfaltelungen, die zu der Zeit auftreten, wo eigentlich die erste Teilung erfolgen sollte, zeigen deutlich, daß bei ihnen der Kernteilungsapparat nicht völlig inaktiv bleibt. Die nächstliegende Annahme wäre nun die, daß während dieser Zeit der Eikern sich geteilt hätte, daß aber infolge einer der soeben besprochenen Umstände (abnorm kurze Spindel oder falsche Spindeleinstellung) die Plasmateilung nicht erfolgen könnte und so ein Ei mit zwei Furchungskernen

entstände. Dieser Vermutung entspricht aber nicht das weitere Verhalten der Eier bei den folgenden Teilungen. Denn ein ungeteiltes Ei mit zwei Kernen müßte sich ja genau so furchen wie ein dispermes Ei, also bei der zweiten Eiteilung nicht in vier, sondern in sechs Blastomeren zerfallen. Die verspätet geteilten Eier verhalten sich aber bei den weiteren Teilungen genau so wie ein Ei mit einem einheitlichen Kern. Wir müssen demnach annehmen, daß sich entweder die beiden Furchungskerne sofort nach ihrer Bildung wieder vereinigt haben oder aber, daß es zu der Zeit, wo wir die Einkerbungen an der Eioberfläche beobachteten, zu gar keiner richtigen Kernteilung gekommen ist, sondern daß anstatt eines Dyasters durch Hemmung der Teilung des Centrosoms ein Monaster aufgetreten ist, wodurch gleichfalls ein einheitlicher Kern mit doppelter Chromosomenzahl entsteht. Tatsächlich besitzen nun, wie wir später nachweisen werden, die Larven, die aus den verspätet geteilten Eiern hervorgehen, doppelt so große Kerne als diejenigen, die sich aus den zu normaler Zeit geteilten Eiern entwickelt haben, wodurch unsere Annahme einer Kernverdoppelung ohne Kern- und Plasmateilung bestätigt wird.

Auch sonst stimmen die Erscheinungen, die sich an unseren Froscheiern beobachten lassen, durchaus mit denjenigen überein, die an anderen Eiern mit Monasterbildung beschrieben wurden. So beobachteten M. und Th. Boveri und namentlich Herbst bei Seeigeleiern ebenfalls während der Monasterbildung unregelmäßige Einkerbungen der Eioberfläche und zuweilen sogar die Abschnürung einer kernlosen Plasmapartie; ja Herbst führt als Erkennungsmerkmal für solche Eier, bei denen sich ein Monaster am Anfang ihrer Entwicklung gebildet hat, an, daß bei ihnen auf späteren Furchungsstadien sich zumeist eine ungefurchte, kernlose Eipartie nachweisen ließ. Genau dasselbe konnte ich nun auch bei den verspätet geteilten Esculentabastardeiern, wie früher bereits beschrieben, auf dem Morula- und Blastulastadium beobachten, wo öfters gleichfalls ein ungefurchter, mehr oder minder ausgedehnter Bezirk an dem kleinzellig gefurchten Ei deutlich sichtbar war. Auch der später so oft eintretende Zerfall gewisser Partien der Körperoberfläche bei den Embryonen ist wohl auf solche kernlose Plasmabezirke zurückzuführen.

Nach den soeben angeführten Tatsachen können wir wohl mit großer Sicherheit als Ursache für die verzögerte Eiteilung bei der

Kreuzung Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ eine Monasterbildung annehmen. Fraglich bleibt nur, ob es das Spermacentrosom ist, dessen Teilung in dem artfremden Plasma gehemmt ist, oder ob der Samenkern sich gar nicht an den Eikern anlagert, vielmehr nur das Eicentrosom die Eiteilung bewirkt. Wie Herlant bei seinen Untersuchungen festgestellt hat, besitzt letzteres eine große Tendenz, ungeteilt zu bleiben, er konnte daher bei seinen durch Anstich zur parthenogenetischen Entwicklung angeregten Eiern ebenfalls häufig Monasterbildung beobachten. Mikroskopische Untersuchung an Schnittmaterial wird hier die Entscheidung herbeiführen und ebenso in allen übrigen von den zuletzt besprochenen z. T. erheblich sich unterscheidenden Fällen von unregelmäßiger Eifurchung den endgültigen Nachweis erbringen müssen, welche von den angeführten vier Möglichkeiten 1. Polyspermie, 2. mangelhafte Aktivierung des Eis mit abnorm kurzer Spindel infolge Ausbleibens der Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne, oder 3. abnorme Spindeleinstellung bei normalem Verhalten des Spermakerns und 4. Monasterbildung zur Erklärung der unregelmäßigen Eifurchungen herangezogen werden kann.

2. Die Frage nach der Entstehungsweise der Amphibienbastarde. Wahre und falsche Bastarde.

Während wir uns bisher nur mit der entwicklungserregenden Funktion der Samenfäden beschäftigt haben, wollen wir uns nunmehr der Frage nach der Natur der Embryonen zuwenden, die in den Bastardexperimenten erhalten wurden. Wir kommen damit zu der zweiten und hauptsächlichen Funktion der männlichen Keimzellen, nämlich ihrer Fähigkeit, die väterlichen Eigenschaften zu übertragen und überhaupt die Entwicklung des Bastardproduktes in maßgebender Weise zu beeinflussen.

In meiner Arbeit über das Schicksal des radiumbestrahlten Spermachromatins im Seeigel-Ei habe ich bereits darauf hingewiesen, daß sich die Resultate der Bastardierungsversuche sehr anschaulich in Form einer Kurve darstellen lassen, wenn man die Lebensdauer des Bastardproduktes als Ordinate, den Grad der Artfremdheit der beiden Eltern als Abszisse benutzt. Es nimmt nämlich die Lebensfähigkeit der Bastarde zuerst mit wechselnder Artfremdheit stetig ab, und die Kurve erreicht ihren Tiefpunkt in den Fällen, wo

der Tod des Bastardproduktes bereits vor der Gastrulation erfolgt. Neben diesem absteigenden Schenkel der Kurve erhält man aber noch einen aufsteigenden, wenn man die Versuche mit stammfremder Bastardierung berücksichtigt, bei denen Loeb, Kupelwieser und Godlewski wieder lebensfähige, über das Gastrulastadium hinaus sich entwickelnde Larven züchten konnten.

Genau die gleiche Kurve mit ab- und aufsteigendem Schenkel ergibt sich, wie ich zeigen konnte, bei den Radiumversuchen an tierischen Keimzellen, wo bei Bestrahlung einer der beiden Geschlechtszellen zuerst auch das Entwicklungsresultat des Zeugungsproduktes mit zunehmender Bestrahlungsdauer ein stetig schlechteres wird, dann aber bei noch intensiverer Bestrahlung wieder sich bessert. Die Erklärung ist für beide Fälle eine ähnliche, namentlich der rechte aufsteigende Kurvenschenkel wird durch den Nachweis verständlich, daß der Samenkern beide Male, sei es nun infolge zu großer Artfremdheit oder zu intensiver Radiumschädigung, in dem Eiplasma sich nicht mehr zu vermehren vermag und deshalb auch nicht mehr imstande ist, die Entwicklung, die nunmehr als parthenogenetische zu bezeichnen ist, in störender Weise zu beeinflussen.

Es wird nun im folgenden Abschnitt unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, auf welchem Teil der Kurve sich die verschiedenen, in unserer Arbeit beschriebenen Bastardierungsergebnisse einreihen lassen. Wir müssen also vor allem prüfen, ob die in unseren Versuchen erzielten Embryonen wahre oder falsche Bastarde sind, oder mit anderen Worten, ob sie tatsächlich in ihren Kernen mütterliche und väterliche Chromosomen oder allein mütterliche Chromosomen besitzen. Zu diesem Zwecke stehen uns drei Wege zur Verfügung; einmal die cytologische Untersuchung der Befruchtungsvorgänge, zweitens die Kombination der artfremden Bastardierung mit der Radiumbestrahlung der Samenfäden und schließlich die Messung der Kerngrößen bei den Bastardlarven.

Wegen der großen technischen Schwierigkeiten wurde vor der mikroskopischen Untersuchung der Eier vor oder nach der Zweiteilung zumeist abgesehen, zumal ja in zahlreichen Fällen die Zahl der Eier, die überhaupt Embryonen lieferten, nur eine geringe war, und das Material lieber zur Aufzucht verwandt wurde. Ferner erscheint dieser Weg überhaupt nicht sehr aussichtsreich, weil die oft nur wenigen, normal sich teilenden Eier sich vor der ersten Teilung nicht von den zahlreichen anderen Eiern unterscheiden lassen,

welche sich unregelmäßig furchen und später keine Embryonen liefern.

Dagegen wurde von der zweiten, schon in meiner Arbeit über Parthenogenesis bei Wirbeltieren angewandten Methode der Kombination der Bastardbefruchtung mit der Radiumbestrahlung der männlichen Keimzellen in geeigneten Fällen Gebrauch gemacht. Wie ich in der erwähnten Arbeit des näheren ausgeführt habe, besitzen wir im Radium einen Stoff, der disharmonische Idioplasmaverbindungen schafft, bzw. bestehende verstärkt, so daß die Lebensdauer des Bastardproduktes durch schwache Bestrahlung des Samens vor seiner Verwendung zum Kreuzungsversuch entsprechend der von mir erwähnten Kurve nach rechts verschoben werden muß. „Handelt es sich z. B. um eine Bastardentwicklung mit amphikaryotischen Kernen, so muß eine schwache Radiumbestrahlung des Samenfadens das Entwicklungsresultat verschlechtern, liegt dagegen eine parthenogenetische hemikaryotische Entwicklung eines falschen Bastardes vor, so wird die Radiumbestrahlung die Entwicklung nicht beeinflussen oder bei nicht vollständiger Parthenogenese durch Begünstigung der Ausschaltung des väterlichen Kernes die Lebensdauer des falschen Bastardes verlängern."

In ausgedehntem Maße habe ich schließlich die Messung der Kerne und den Vergleich der Kerngrößen zur Entscheidung der Frage herangezogen, ob es sich um wahre oder falsche Bastarde handelt. Die Art und Weise, wie diese Kernmessungen vorgenommen wurden, ist bereits im technischen Teil beschrieben worden. Hier sei deshalb nur noch kurz auf die Leistungsfähigkeit dieser Methode und die Sicherheit der durch sie gewonnenen Resultate eingegangen.

Boveri war der erste, der im Jahre 1904 den Vergleich der Kerngrößen von Seeigellarven mit normal diploiden, mit haploiden und tetraploiden Kernen ausführte. Er fand, daß die Kernoberflächen der Zahl der in den Kernen enthaltenen Chromosomen direkt proportional sind. Diese Angaben wurden in der Folgezeit an Seeigelmaterial oftmals bestätigt, und die Kernmessungen namentlich von Baltzer, Godlewski, Herbst und Kupelwieser zur Entscheidung der Frage herangezogen, ob die Kerne von Seeigel-Bastardlarven neben den mütterlichen auch alle väterlichen Chromosomen enthielten, oder ob alle (Godlewski, Kupelwieser) oder nur ein Teil derselben (Baltzer) frühzeitig während der Furchung eliminiert worden waren.

Auch auf botanischem Gebiet wurde an verschiedenen Objekten von Gerassimow, Gates, El. und Em. Marchal und Tischler die Abhängigkeit der Kern- und Zellgröße von ihrem Chromosomengehalt durch Messungen festgestellt, nur daß hier die genannten Forscher übereinstimmend feststellen konnten, daß nicht die Oberfläche, sondern die Volumina der Kerne der Chromosomenzahl proportional sind. Auch glaubte Gates, der zu seinen Messungen die Gewebekerne ausgewachsener Pflanzen von Oenothera Lamarkiana und Oenothera gigas benutzte, bei einzelnen Geweben Abweichungen von diesem Verhältnis feststellen zu können.

Dagegen blieben auf tierischem Gebiet diese Untersuchungen völlig auf die Seeigel beschränkt, teils weil es überhaupt an tierischem Material mit wechselndem Chromosomengehalt derselben oder zweier nahe verwandter Arten fehlte, teils auch wegen der technischen Schwierigkeiten der Kernmessung. Erst als mein Vater und ich durch unsere Radiumexperimente an tierischen Keimzellen eine große Anzahl haploidkerniger Frosch- und Krötenlarven züchten konnten, stellte ich im Jahre 1913 durch ausgedehnte Kernmessungen fest, daß auch bei den Amphibien ähnliche Beziehungen zwischen dem Chromosomengehalt und der Größe der Kerne bestehen, wie bei den Echiniden. Allerdings fand ich abweichend von Boveri, daß nicht die Kernoberflächen, sondern die Kernvolumina der Zahl der Chromosomen proportional sind. Inzwischen wurden diese an den Larven von Bufo communis und Rana esculenta gewonnenen Resultate auch an weiterem Amphibienmaterial bestätigt, so bei Triton taeniatus von O. Hertwig (1913) und bei Pelobates fuscus von mir, wie in dieser Arbeit beschrieben (Versuch F) ist; auch für Fische wurden sie von P. Hertwig für giltig befunden (1916). Nur für das Oberflächenepithel hatte ich durch meine Messungen eine andere Proportion in meiner ersten Arbeit (1913) festgestellt. Bei ihnen sollten sich nicht die Volumina, sondern ebenso wie bei den Seeigeln die Oberflächen der haploiden Kerne zu denjenigen der diploiden Normalkerne wie 1 : 2 verhalten. An den für Messungen wegen der Größe ihrer Kerne besonders geeigneten Tritonlarven konnte jedoch Paula Hertwig diese Angaben als irrtümlich nachweisen; die Kerne des Oberflächenepithels verhalten sich genau so wie die andern Gewebskerne.

Nach Paula Hertwig erfolgt bei haploiden Kernen nur bei solchen mit kugeliger Form die Verkürzung aller Radien in gleichmäßiger Weise. Dagegen findet bei den mehr länglichen, ellipsoiden Kernen die infolge der Chromosomenreduktion auftretende Verkleinerung in erster Linie durch eine Verkürzung der längsten Achse, in weit geringerem Maße durch eine solche des kleinsten Durchmessers statt. Aus diesem wichtigen Satz folgt, daß nur für kugelige Kerne die Messung zweier Durchmesser genügt, daß dagegen bei ellipsoiden oder abgeplatteten Kernen wie den Epithelkernen des Flossensaumes oder den Muskelkernen die drei Hauptradien bei der Messung zu berücksichtigen sind. Ich hatte bei meinen Messungen der Kerne des Oberflächenepithels, die ich abweichend von denjenigen an anderen Kernen nicht an Schnittpräparaten, sondern an Totalpräparaten vorgenommen hatte, nur die beiden längeren Durchmesser berücksichtigt. Paula Hertwig benutzte außer dem Tritonmaterial auch Schnittpräparate von Bufo communis, wobei sich herausstellte, daß tatsächlich die von mir unberücksichtigt gelassenen kürzesten Durchmesser bei den haploiden Kernen nur wenig kleiner waren als bei den diploiden Kernen; sie verhielten sich wie 1 : 1,05, während die längsten Durchmesser sich etwa wie 1 : 1,49 verhielten. Bei Berücksichtigung dieser Verhältnisse ergibt sich nun tatsächlich auch für die Epithelkerne des Flossensaumes, daß ihre Kernvolumina proportional der Zahl der Chromosomen sind.

Mit Recht weist Paula Hertwig darauf hin, daß die ebenfalls an Totalpräparaten durch Messung von nur 2 Radien gewonnenen Resultate bei den Seeigeln vielleicht auch diesen Fehler enthalten; und daß daher auch bei den Seeigeln nicht die Kernoberflächen, sondern die Kernvolumina proportional dem Chromosomengehalt sind. Eine Untersuchung von Hinderer, die noch vor der Arbeit von Paula Hertwig erschienen ist, und Schnittmaterial für die Bestimmung der Kerngrößen benutzt, kommt auch tatsächlich zu diesem Resultat, ohne allerdings das von früheren Untersuchern abweichende Ergebnis zu erklären. Die Angaben werden denn auch von Boveri scharf kritisiert. Eine eingehende Untersuchung nach den von Paula Hertwig aufgestellten Gesichtspunkten ist daher aufs lebhafteste zu wünschen.

Aber selbst wenn es sich herausstellen sollte, daß auch bei den Echiniden ebenso wie bei den Amphibien, Fischen und Pflanzen

die Kernvolumina und nicht die Kernoberflächen der in ihnen enthaltenen Chromosomenzahl proportional ist, so werden die auf Grund der fehlerhaften Kernmessungen gezogenen Schlüsse auf die diploide oder haploide Natur der Kerne dadurch keineswegs hinfällig, da ja der Größenunterschied bei Berücksichtigung des dritten, vielleicht bei den haploiden Kernen verhältnismäßig am wenigsten verkürzten Durchmessers sich ja nur proportional verringern würde. Dagegen scheinen mir einige andere Fehlerquellen früher nicht genügend berücksichtigt zu sein. So darf eigentlich nur gleich fixiertes und weiter behandeltes Material verglichen werden, obgleich wir gefunden haben, daß in Zenker oder Pikrinessigsublimat konservierte Larven keinen irgendwie nennenswerten Kerngrößenunterschied aufweisen. Durch die Untersuchung von Chambers wissen wir dann außerdem, daß die Größe der Eier und die Temperatur, bei der sie sich entwickeln, die Kerngröße erheblich beeinflussen. Ferner hat sich bei meinen Kernmessungen herausgestellt, daß bei fortschreitender Differenzierung in gewissen Geweben die Kerngröße erhebliche Veränderungen erfuhr, so daß für einen Vergleich nur solche Larven benutzt werden dürfen, die aus möglichst gleichmäßigem Eimaterial unter denselben Bedingungen aufgewachsen sind und ungefähr eine gleich weitgehende gewebliche und organologische Differenzierung erfahren haben. Unter Berücksichtigung dieser Umstände halte ich jedoch die Methode der Kernmessung und Kernvergleichung für durchaus geeignet, um sichere Rückschlüsse auf die Zahl der in den gemessenen Kernen vorhandenen Chromosomen (Chromatinmenge) zu ziehen und damit die Frage zu entscheiden, ob die bei Kreuzungsversuchen erhaltenen Larven wahre oder falsche Bastarde sind.

Dieser soeben besprochenen Hilfsmittel uns bedienend, wollen wir jetzt von Fall zu Fall entscheiden, wie die in den verschiedenen Bastardierungsversuchen von uns gezüchteten Embryonen entstanden sind, ob es wahre oder falsche Bastarde sind, ob wir sie demnach auf dem linken oder rechten Abschnitt unserer Kurve einreihen müssen.

Es hat sich nun, wie nachher bei den einzelnen Fällen näher ausgeführt wird, das überraschende Ergebnis herausgestellt, daß von den bisher ausgeführten immerhin bereits ganz zahlreichen Kreuzungen von Amphibien nur 3 lebensfähige wirkliche Bastarde ergeben, nämlich die beiden von Born zuerst beschriebenen Bastar-

dierungen von Rana arvalis ♀ × fusca ♂ und Bufo communis ♀ × viridis ♂ und drittens die Tritonkreuzungen Triton taeniatus ♀ × cristatus ♂, wie sie namentlich von Poll in größerem Maßstabe ausgeführt worden sind. Aus diesen drei genannten Versuchen entwickeln sich lebensfähige zur Metamorphose kommende Tiere, die deutlich schon auf frühen Embryonalstadien ihre Bastardnatur durch Auftreten von väterlichen Charakteren (Färbung, Hornzahnbildung) erkennen lassen. Schon Born hat zeigen können, daß bei seinen beiden Kreuzungen der väterliche mit dem mütterlichen Kern verschmilzt. Kernmessungen, die ich an Bastardlarven von Bufo communis ♀ × viridis ♂ ausführte, ergaben, daß ihre Kerne annähernd ebenso groß als diejenigen von reinen Bufo communis-Larven waren.

Es kann also nach allem keinem Zweifel unterliegen, daß wir es in den genannten Fällen mit wahren Bastarden zu tun haben, die im allgemeinen infolge der geringen idioplasmatischen Disharmonie der Zeugungsstoffe durchaus lebensfähig sind, wenngleich infolge der individuellen Unterschiede, die unter den einzelnen Geschlechtszellen selbst des gleichen Individiums sich finden, bei einer ganzen Anzahl von Bastardembryonen stärkere Entwicklungsstörungen auftreten; namentlich ist bei der Kreuzung Bufo communis ♀ × viridis ♂ (Versuch C_1) das gehäufte Auftreten von albinotischen Tieren bemerkenswert, ohne daß uns allerdings der Zusammenhang dieser Mißbildung mit der Vereinigung zweier artfremder Keimzellen bisher verständlich wäre. Ob allerdings diese Amphibienbastarde in ausgewachsenem Zustand nicht doch noch als Hinweis auf ihre Entstehung aus zwei nicht artgleichen und infolgedessen schwach disharmonischen Idioplasmen infolge mangelhafter Ausbildung ihrer Zeugungsstoffe steril bleiben, ist bisher noch nicht festgestellt. Namentlich dürfte die Kreuzung Rana arvalis ♀ × fusca ♂ zu interessanten Ergebnissen bei der Keimzellbildung besonders im männlichen Geschlecht führen, weil hier bei den beiden reinen Arten die Samenfäden trotz ihrer nahen Verwandtschaft durch eine ganz verschiedene Form ausgezeichnet sind.

Während bei den soeben angeführten Fällen von Bastarden vielleicht durch Sterilität das Leben der Art, nicht aber das individuelle Leben des Zeugungsproduktes verkürzt ist, wollen wir nunmehr einen Fall besprechen, wo durch die Disharmonie der Zeugungsstoffe das individuelle Leben schon auf relativ frühem Embryonal-

stadium durch Störungen in der Entwicklung zum Abschluß kommt. Es ist dies die Kreuzung Bufo viridis ♀ × communis ♂ (Versuch D_1), die uns keine lebensfähigen Larven, wohl aber eine große Anzahl schwer mißbildeter, verkrüppelter Embryonen lieferte, die spätestens am 12. Entwicklungstage abstarben. Daß es sich in diesem Falle nicht etwa um falsche Bastarde handelt, sondern daß tatsächlich das artfremde väterliche Chromatin sich am Aufbau des kindlichen Kernapparates beteiligt, wurde auf Schnitten durch zweigeteilte Eier nachgewiesen, wo kein ausgeschaltetes väterliches Chromatin sich auffinden ließ, und in einem besonders günstigen Fall, bei dem sich die Kerne des zweigeteilten Eies in der nächsten Teilung befanden, die Zahl der Chromosomen annähernd 24, also die diploide Zahl, betrug. Kernmessungen, die an den ältesten am besten entwickelten Larven vorgenommen wurden, und zu denen Kerne der Medulla benutzt wurden, hatten folgendes Resultat:

Tabelle 1: Bufo viridis ♀ × Bufo communis ♂:

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r³	r³Co
10	35	A. 1916	4,3	4,5	0,795	0,911
10	36	A. 1916	4,3	—	0,795	—
9	40,42	B. 1916	4,5	4,4	0,911	0,852
10	41,43	B. 1916	4,14	4,09	0,71	0,684

Die Kerne dieser Bastardlarven sind also sicher diploid. Auf diesen bemerkenswerten Fall von mangelnder Reziprozität des Kreuzungsergebnisses werden wir später noch einzugehen haben.

Während in dem soeben erwähnten Versuch die Entwicklung des Bastardproduktes zwar erheblich pathologisch verläuft, immerhin aber doch noch Larven mit differenziertem Zentralnervensystem, Augen, Ohrbläschen und kurzen Kiemenbüscheln liefert, kommt sie bei den jetzt zu besprechenden Kreuzungsexperimenten trotz normaler Befruchtung und Zweiteilung schon während der Gastrulation oder gar auf dem Blastulastadium zum Stillstand. Hierher gehören die Versuche Bufo communis ♀ × Rana fusca ♂ sowie Bufo viridis ♀ × Rana fusca ♂ (Versuch D_3), Rana esculenta ♀ × Rana fusca ♂ (Pflüger, Born), Rana esculenta ♀ × Rana arvalis ♂ (Born). Offenbar ist hier die Disharmonie zwischen den

beiden Zeugungskomponenten so groß, daß die Teilung der beiden Kerne zwar noch erfolgt und zur Zerlegung des Eies in zahlreiche Zellen führt, daß aber die Entwicklung sofort stockt, sobald das kritische Stadium der Gastrulation erreicht ist. Mit diesen Fällen haben wir, was Länge der Lebensdauer angeht, den Tiefpunkt unserer Kurve erreicht. Alle übrigen bisher noch nicht besprochenen Kreuzungsexperimente (C_2, C_3, D_2, D_3) liefern wieder Larven, die einen weit größeren Differenzierungsgrad und ein viel höheres Alter erreichen. Wie wir sogleich nachweisen wollen, sind diese Larven aber alle falsche Bastarde (Pseudobastarde), ihre Kerne enthalten kein väterliches, sondern allein mütterliches Chromatin.

Am klarsten liegen die Verhältnisse bei der Kreuzung Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂ (Versuch D_2). Wie dort beschrieben, entwickeln sich aus dieser Kreuzung Larven, die im Vergleich zu normalen Kontrollarven verkürzt sind, oft eine wassersüchtige Auftreibung des Bauches aufweisen und ein Alter von 2—3 Wochen erreichen. Zentralnervensystem, Augen, Ohrbläschen, Darmrohr, Kiemen sind wohl differenziert, Bastardcharaktere sind an ihnen nicht nachzuweisen. Dasselbe, aber noch etwas günstigere Ergebnis wurde nun erzielt, wenn zu dem Versuch Hylasamen verwandt wurde, der zuvor ¼ Stunde lang mit Mesothorium bestrahlt worden war. Da nun eine Radiumbestrahlung von dieser Insensität, wie Oskar Hertwig gezeigt hat, zwar das Spermachromatin schädigt, jedoch noch nicht vermehrungsunfähig macht, so müßte, wenn das väterliche Chromatin auch bei der Bastardierung sich an der Entwicklung beteiligte, das Entwicklungsprodukt durch das Radiumchromatin geschädigt und die Entwicklung erheblich gestört werden. Da dies nun nicht der Fall ist, so ergibt sich der notwendige Schluß, daß das väterliche Chromatin schon an und für sich nicht an der Entwicklung teilnimmt, und daher eine Radiumbestrahlung desselben für das Entwicklungsresultat natürlich ganz gleichgültig ist. Zu demselben Schluß führten ferner die Ergebnisse der Kernmessungen, die wiederum an Kernen der Medulla ausgeführt wurden:

Tabelle 2: Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂:

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
13	46	A. 1916	3,3	4,05	0,359	0,664
13	47	A. 1916	3,35	—	0,376	—

Sie zeigen, daß die Volumina der Kerne der angeblichen Bastardlarven nur halb so groß sind als diejenigen normaler Kontrolltiere; sie sind also haploid und enthalten nur mütterliches Chromatin.

Das gleiche Resultat, nämlich haploide Kerne, ergaben die Messungen bei der überwiegenden Mehrzahl der aus den Kreuzungen Bufo communis ♀ × Hyla arborea ♂ (Versuch C_2) und Bufo communis ♀ × Pelobates fuscus ♂ (Versuch C_3) gezüchteten Larven, wie aus den beigefügten Tabellen sich ergibt:

Tabelle 3: Bufo communis ♀ × Hyla arborea ♂:

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
20	2,3	A. 1916	3,51	4,39	0,432	0,846
21	4	A. 1916	3,52	4,4	0,436	0,852
31	6	A. 1916	3,2	3,95	0,328	0,616
44	—	A. 1916	2,95	4,2	0,257	0,741
				Summe:	1,453	3,055

Tabelle 4: Bufo communis ♀ × Pelobates fuscus ♂:

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
12	19	A. 1916	3,53	—	0,44	—
12	18	A. 1916	3,59	—	0,463	—
12	20	A. 1916	—	4,45	—	0,881
13	21	A. 1916	3,43	—	0,4035	—
13	22	A. 1916	3,47	—	0,418	—
13	23	A. 1916	—	4,33	—	0,812
31	—	A. 1916	3,025	—	0,277	—
31	—	A. 1916	3,2	—	0,328	—
31	—	A. 1916	—	3,9	—	0,593
36	24,25	A. 1914	3,1	3,925	0,299	0,604
				Summe:	2,629	2,89
				Divisor:	7	4
				Mittleres Kernvolumen	0,375	0,722

Alle diese gemessenen Larven zeichneten sich durch ihren Zwergwuchs von den normalen Kontrollarven aus, zeigten aber sonst

keinerlei Bastardcharaktere. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß bei ihnen allen das väterliche Chromatin an der Entwicklung gar nicht beteiligt ist, vielmehr frühzeitig, wahrscheinlich schon bei der ersten Teilung als vermehrungs- und teilungsunfähig ausgeschaltet wurde. Diese beiden Kreuzungsversuche liefern also ebenfalls falsche Bastarde.

Es war aber schon bei der Beschreibung der beiden Versuche darauf hingewiesen worden, daß neben diesen Zwerglarven auch vereinzelte anscheinend ganz normale, in der Größe sich nicht von Kontrollarven unterscheidende Embryonen beobachtet wurden. Als nun deren Kerngrößen bestimmt wurden, stellte es sich heraus, daß ihre Kerne doppelt so groß als die der Zwerglarven, also diploid waren, wie die Tabellen 3a und 4a deutlich zeigen:

Tabelle 3a: Bufo communis ♀ × Hyla arborea ♂:

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
35	—	A. 1916	3,8	3,825	0,549	0,559
40	8,10	A. 1916	3,65	3,77	0,486	0,536
40	9	A. 1916	3,98	4,04	0,631	0,659

Tabelle 4a: Bufo communis ♀ × Pelobates fuscus ♂:

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
80	16,17	B. 1916	4,06	4,13	0,669	0,705
108	—	B. 1916	4,0	4,0	0,64	0,64

Für die Entstehung dieser diploidkernigen Larven ergeben sich nun zwei Erklärungsmöglichkeiten. Einmal könnte man annehmen, daß in diesen vereinzelten Fällen der väterliche Kern ausnahmsweise nicht ausgeschaltet wurde, sondern sich an der Entwicklung beteiligte. Hiernach besäßen also diese Larven in ihren diploiden Kernen mütterliches und väterliches Chromatin, sie wären echte Bastardlarven. Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, wie unwahrscheinlich schon an und für sich diese Erklärung ist, denn ganz abgesehen davon, daß diese vermeintlichen Bastardlarven dann doch auch irgendwelche Bastardcharaktere, die auf die väterliche Abstammung schließen ließen, zur Schau tragen müßten, ist, selbst

wenn wir ausnahmsweise schon eine Mitbeteiligung des väterlichen Kernes an der Furchung für möglich hielten, doch eine so weitgehende normale Entwicklung nach den soeben besprochenen Erfahrungen bei den Kreuzungen Bufo communis ♀ × Rana fusca ♂, sowie Bufo viridis ♀ × Rana fusca ♂, wo die Entwicklung schon auf dem Blastulastadium infolge der Disharmonie der beiden Kernkomponenten zum Stillstand kommt, nicht anzunehmen. Viel wahrscheinlicher erscheint dagegen von vornherein die zweite mögliche Annahme, daß die diploiden Kerne nicht aus mütterlichem und väterlichem Chromatin, sondern allein aus mütterlichem Chromatin durch Verdoppelung des haploiden Eikerns entstanden sind, daß also auch diese Larven falsche Bastarde sind. Mit dieser Annahme würde auch die Beobachtung am besten harmonieren, daß diese Larven keine Bastardcharaktere aufwiesen, sondern anscheinend reine Bufo communis-Larven waren. Immerhin würde dieser Beweis nur von den Anhängern der Kernidioplasmatheorie als beweiskräftig angesehen werden, ihre Gegner würden dagegen sicher direkte Beobachtung der Kernverdoppelung fordern. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß bei dem ganz vereinzelt auftretenden, unter mehreren hundert Eiern nur etwa einmal zu beobachtenden Vorgang ein direkter mikroskopischer Nachweis fast ganz unmöglich ist. Ein Bestrahlungsexperiment, das gleichfalls einen sicheren Entscheid gebracht hätte, wurde bei diesen beiden Kreuzungen nicht ausgeführt. Trotzdem sind wir in der Lage, auch für diese beiden Kreuzungsversuche die Frage, ob wahre oder falsche Bastarde, zugunsten der letzteren zu entscheiden, da in zwei weiteren ganz ähnlichen Fällen diese Erklärung die allein mögliche ist.

Besonders beweiskräftig ist das Ergebnis der Kreuzung Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ (E_1), weil wir hier direkt bei der Eifurchung Vorgänge beobachtet haben, die uns schon früher, wie im Abschnitt über die Ursachen der unregelmäßigen Eiteilungen erwähnt, den Schluß nahelegten, daß bei den verspätet sich furchenden Eiern am Anfang der Entwicklung ein Monaster an Stelle eines Dyasters auftritt, und daß durch diese Monasterbildung die Zahl der Chromosomen des Eikerns verdoppelt wird. Die Kernmessungen ergeben nun mit Sicherheit, daß ausnahmslos aus den zu normaler Zeit geteilten Eiern Embryonen mit haploiden Kernen also falsche Bastarde, (Tabelle 5), aus den um einen Teilungsschritt verspätet geteilten Eiern dagegen diploidkernige Larven sich entwickeln (Tabelle 5a).

Tabelle 5: Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ (zu normaler Zeit geteilte Eier):

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
16	—	A. 1914	3,56	4,55	0,451	0,942
19	66,68	B. 1914	3,53	4,7	0,44	1,038
14	61,62	C. 1914	3,75	4,54	0,526	0,936
15	—	AB. 1916	3,7	4,57	0,506	0,954
15	—	AB. 1916	3,57	—	0,455	—
21	75,76	AB. 1916	3,53	4,4	0,44	0,852
21	—	AB. 1916	3,7	—	0,506	—
				Summe:	3,324	4,722
				Divisor:	7	5
		Mittelwert des Kernvolumens			0,475	0,945

Tabelle 5 a: Rana esculenta ♀ × Bufo viridis (verspätet geteilte Eier):

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
9	—	B. 1914	4,5	4,45	0,911	0,881
13	—	B. 1914	4,5	—	0,911	—
19	67,68	B. 1914	4,7	4,7	1,038	1,038
39	70,71	B. 1914	4,17	4,23	0,725	0,757
26	72,74	AB. 1916	4,1	4,4	0,689	0,852
26	73	AB. 1916	4,35	—	0,818	—
33	—	AB. 1916	4,25	4,2	0,75	0,741

In diesem Falle kann also ein Zweifel darüber gar nicht möglich sein, daß auch die diploidkernigen Bastardlarven keine wahren, sondern falsche Bastarde sind, die nur mütterliches Chromatin in ihren Kernen führen.

Der andere Fall, in dem neben haploidkernigen sich auch diploidkernige Pseudobastarde entwickelten, ist der Versuch D_3a, bei dem Eier von Bufo viridis mit Samen von Rana fusca besamt wurden, nachdem derselbe einer 4½stündigen Mesothoriumbestrahlung ausgesetzt worden war. Durch die intensive Bestrahlung des Samens gelang es, eine Ausschaltung des Samenkerns von der Entwicklung zu erzielen. Während sonst, wie ich gezeigt habe, das Kreuzungsprodukt infolge der Disharmonie der beiden Keimzellen bereits im Beginn der Gastrulation abstirbt, entwickelten sich in dem Mesotho-

riumexperiment die Eier über das Blastulastadium hinaus zu 2 bis 3 Wochen alten Larven, die in der Mehrzahl typischen Zwergenwuchs aufwiesen. Die Kernmessungen ergaben, daß sie tatsächlich haploide, also rein mütterliche Kerne besaßen:

Tabelle 6: Bufo viridis ♀ × Rana fusca ♂ (Mesothorium 4½ Stunden):

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
10	49	A. 1916	3,33	—	0,369	—
10	50	A. 1916	3,35	—	0,376	—
17	—	A. 1916	3,12	3,8	0,304	0,549
13	52,55	B. 1916	3,53	4,45	0,44	0,881
13	53	B. 1916	3,44	—	0,407	—
19	—	B. 1916	3,09	3,74	0,295	0,523

Aber auch in diesem Versuch mit bestrahltem Samen, der ja zweimal an Eiern verschiedener Weibchen ausgeführt wurde, fanden sich beide Mal vereinzelte Larven, die schon durch ihre dem Normalmaß entsprechende Größe vor den übrigen sich auszeichneten. Als nun bei ihnen die Kerne gemessen wurden, zeigte es sich wiederum, daß sie nicht haploid, sondern diploid waren.

Tabelle 6a: Bufo viridis ♀ × Rana fusca (Mesothorium 4½ Stunden):

Alter in Tagen	Figur	Bezeichnung des Weibchens	r	rCo	r^3	r^3Co
10	51	A. 1916	4,08	—	0,679	—
17	—	A. 1916	3,9	3,8	0,593	0,549
13	54,55	B. 1916	4,2	4,45	0,741	0,881
19	—	B. 1916	3,6	3,74	0,467	0,523

Während aber bei den diploidkernigen Larven aus den Versuchen C_2 und C_3 vielleicht noch ein Zweifel möglich war, ob es nicht doch wahre Bastarde mit mütterlichem und väterlichem Chromatin wären, ist diese Annahme für die diploidkernigen Larven des Mesothoriumversuches mit völliger Sicherheit als falsch zurückzuweisen, da es ganz ausgeschlossen ist, daß sich der intensiv mit Mesothorium bestrahlte Samenkern noch vermehrt und an der Entwicklung beteiligt hat. Es bleibt also hier nur der Schluß übrig, daß es sich

um Larven mit rein mütterlichem Chromatin, also um diploidkernige Pseudobastarde handelt.

Fraglich bleibt nur, wie in diesem Falle (D_3a) und ebenso bei den diploiden Larven der Versuche C_2 und C_3 die Verdoppelung der mütterlichen Chromosomenzahl zustande gekommen ist; denn wir haben ja in diesen 3 Versuchen keine Verzögerung der ersten Teilung wie bei der Kreuzung Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ beobachtet. Doch dürfen wir nicht vergessen, daß in den drei Krötenexperimenten stets neben vielen Eiern, die sich mit haploidem Kernapparat entwickelten, nur ganz vereinzelt diploidkernige Larven auftraten, während im Esculentaversuch ihre Anzahl eine viel höhere war. Außerdem sind auch die Esculentaeier durch ihre Größe, ihren weißen vegetativen Pol und vor allem, weil sie sich in einer Schicht nebeneinander im Uhrschälchen liegend züchten lassen, viel besser der genauen Beobachtung zugänglich, als die in Schnüren in mehreren Reihen nebeneinanderliegenden kleinen, schwarzen Kröteneier. Es ist daher durchaus möglich, daß auch bei den Kröteneiern vom Beobachter unbemerkt sich vereinzelte Eier verspätet zweiteilten und durch eine Monasterbildung eine Regulation ihrer haploiden Chromosomenzahl zur Norm erfuhren. Allerdings zeigten die diploidkernigen Kröteneier in späteren Entwicklungsstadien niemals jenen charakteristischen partiellen Zerfall an ihrer Körperoberfläche, wie wir ihn bei den diploidkernigen Esculentalarven kennen gelernt und auf dessen ursächlichen Zusammenhang mit der Monasterbildung wir früher (Seite 238) hingewiesen haben. Aus diesem Grunde möchte ich doch daran zweifeln, ob bei den diploiden Kröteneiern am Anfang ihrer Entwicklung ein Monasterstadium aufgetreten ist, und es zum mindesten für ebenso wahrscheinlich halten, daß die diploide Chromosomenzahl durch ein Ausbleiben der zweiten Richtungskörperbildung hergestellt worden ist.

Als erster hat wohl O. Hertwig einen derartigen Vorgang bei der Reifung des Seesterneies beobachtet. Seitdem sind namentlich durch die Versuche über künstliche Parthenogenese eine ganze Reihe von Fällen bekannt geworden, wo der zweite Richtungskörper sich nicht bildet und die Eier infolgedessen mit der diploiden Chromosomenzahl sich entwickeln; ich erwähne hier die Experimente von Kostanecki an Maktra und diejenigen von Buchner, der bei Asterias die Angaben von O. Hertwig bestätigen konnte. Weit verbreitet ist ferner die Nichtbildung des zweiten Richtungs-

körpers bei der natürlichen Parthenogenese der Aphiden und Hymenopteren. Auch der sonderbare erst kürzlich von E. Krüger beschriebene Fall des Rhabditis aberrans gehört hierher. Bei diesem Nematoden bilden die Eier ebenfalls nicht einen zweiten Richtungskörper, sind aber nicht fähig, sich parthenogenetisch weiter zu entwickeln, bevor nicht ein Samenfaden in das Ei eingedrungen ist. Jedoch verschmilzt der Samenfadenkopf nicht mit dem Eikern und geht im Eiplasma zugrunde. Die Funktion des Samenkerns beschränkt sich also in diesem merkwürdigen Fall nur auf die Entwicklungserregung; der diploide Furchungskern wird ausschließlich vom Eikern geliefert.

Nach den Forschungsergebnissen der letzten Jahre scheint es aber wahrscheinlich, daß ein Ausbleiben der Chromosomenreduktion auf die Hälfte der Normalzahl, die sich so häufig bei der natürlichen Parthenogenese findet, gelegentlich, als Mutation auch bei Eiern vorkommt, die sonst regelrecht einen haploiden Eikern besitzen und der Befruchtung bedürfen. De Vries, Stomps und Geerts haben bei Oenothera die gelegentlich als Mutation auftretende Bildung einer triploiden semigigas-Form beobachtet, die nach ihrer Ansicht durch die Befruchtung einer diploidkernigen Eizelle mit einem haploiden Pollenkern entstanden ist. Durch ein sinnreiches Experiment haben de Vries und Stomps zu zeigen vermocht, daß bei Oenothera unter 1000 Eiern je 3 diploidkernig sind. Ferner hat soeben Paula Hertwig bei Rhabditis pellio eine Mutation beschrieben, die sich gleichfalls dadurch von der Normalform unterscheidet, daß bei ihren Eiern die Bildung des zweiten Richtungskörperchens ausbleibt und so Eizellen mit diploiden Kernen entstehen. Schließlich sei noch erwähnt, daß auch beim Frosch Untersuchungen, die aber noch nicht abgeschlossen sind, das gelegentliche Ausbleiben der zweiten Richtungskörperbildung und die Bildung von Larven mit triploiden Kernen wahrscheinlich machen. Ich hoffe, über diese Beobachtungen in nicht ferner Zeit berichten zu können.

3. Vergleich der Kreuzungsresultate bei Amphibien mit denjenigen an anderen Tierklassen und mit den Ergebnissen der Radiumexperimente an tierischen Keimzellen.

Nachdem wir uns so einen näheren Einblick in die Entstehung unserer Bastardlarven verschafft haben, wollen wir nunmehr noch

unsere Kreuzungsresultate an Amphibien mit denjenigen an anderen Tierklassen sowie mit den Ergebnissen unserer Radiumversuche an tierischen Keimzellen vergleichen. Zunächst fällt dabei die große Anzahl von Kreuzungsexperimenten auf, die falsche Amphibienbastarde liefern, während z. B. bei den zahlreichen von meiner Schwester und mir vorgenommenen Bastardierungen an Knochenfischen trotz scheinbar größter Artfremdheit in keinem einzigen Fall eine parthenogenetische Entwicklung unter Ausschaltung des Samenkerns beobachtet wurde, vielmehr stets das Spermachromatin an der Entwicklung, die natürlich dann meist pathologisch verlief, sich beteiligte. Ebensowenig konnten auch Moenkhaus, Newmann und Morris bei einer weiteren Reihe von Fischkreuzungen falsche Bastarde erhalten.

Mit Sicherheit mikroskopisch, sei es durch Untersuchung während der Zweiteilung oder durch Kernmessung, ist bisher die völlige Ausschaltung des väterlichen Chromatins von der Entwicklung nur bei stammfremder Bastardierung nachgewiesen worden, so namentlich bei den Kreuzungen Echinus ♀ × Mytilus ♂ und Echinus ♀ × Auduinia ♂, die von Kupelwieser genauer untersucht wurden, und bei dem Bastardexperiment von Godlewski, der Sphaerechinuseier mit Chaetopterussperma besamte. Das Resultat, das Baltzer bei der Kreuzung Strongylocentrotus ♀ × Sphaerechinus ♂ erhielt, ist dagegen ein wesentlich anderes, indem hier das artfremde Kernmaterial nur zum Teil bei der Zweiteilung aus dem Furchungskern ausgeschaltet wurde und dann auch nicht zugrunde ging, sondern sich durch regelrechte Teilung noch weiter vermehrte. Infolgedessen führte auch dieser Versuch von Baltzer nicht zur Entwicklung von normalen haploidkernigen Plutei, vielmehr erkrankten die Bastardeier im Beginn der Gastrulation und starben zumeist auf diesem Stadium auch ab. Es ist ferner bemerkenswert, daß bei der reciproken Kreuzung das väterliche Chromatin sich regelrecht an der Furchung mitbeteiligt, und ganz normale Bastardlarven mit gemischten Charakteren entstehen. Baltzer sucht den verschiedenen Ausfall der reciproken Kreuzung durch die Annahme einer besonders großen Empfindlichkeit der Sphaerechinuschromosomen gegen das artfremde Eiplasma zu erklären.

Aber wenn auch bei unseren Amphibienkreuzungen in den Fällen mit Kernausschaltungen die Störungen, die der artfremde Samenkern in seiner Entwicklung erleidet, sicher viel erheblicher

sind als in dem soeben genannten Versuch Baltzers, und ganz an die Kreuzungsversuche mit stammfremden Samen erinnern, so dürfen wir doch hieraus nicht ohne weiteres den Schluß ziehen, daß etwa diejenigen Arten, die gekreuzt diese Ausschaltung des Spermachromatins zeigen, weiter in ihrer Verwandtschaft voneinander entfernt sind, als solche, bei denen das Spermachromatin sich an der Entwicklung beteiligt. Denn wenn wir auch im Anschluß an O. Hertwig annehmen dürfen, daß mit abnehmender Verwandtschaft die materielle Beschaffenheit der mütterlichen und väterlichen Kernsubstanzen immer verschiedener wird, und daß diese Verschiedenheit bei der Verbindung der beiden Geschlechtsprodukte im Kreuzungsversuch zu einer idioplasmatischen Disharmonie führt, deren verschiedene Grade in den mannigfaltigen Abstufungen in dem Entwicklungsvermögen der bastardierten Eier ihren Ausdruck findet, so dürfen wir nicht übersehen, daß es sich in unseren soeben genannten Versuchen gar nicht um die Folgen einer Disharmonie der beiden Kernsubstanzen handelt, vielmehr um eine solche zwischen Spermakern und Eiplasma. Und wenn wir auch geneigt sind, anzunehmen, daß mit wechselnder Artfremdheit sowohl die materielle Beschaffenheit der Kern- als der Plasmasubstanzen immer verschiedenartiger wird, so zeigt uns doch gerade der Versuch von Baltzer, daß die Disharmonie, die zwischen dem Samenkern und dem fremdartigen Eiplasma besteht, in vereinzelten Fällen stärker sein kann als diejenige zwischen den beiden Kernsubstanzen.

Ueberhaupt müssen wir in unseren Schlüssen, die wir aus der mehr oder minder normalen Entwicklung des Bastardproduktes auf die verschiedenen Grade der idioplasmatischen Disharmonie und damit auf die nähere und weitere Verwandtschaft seiner Eltern ziehen, äußerst vorsichtig sein. Schon Poll hat darauf hingewiesen, daß wir es im Kreuzungsexperiment nicht mit der chemisch reinen Erbmasse, sondern mit wohl differenzierten Erbzellen zu tun haben. Neben den Disharmonien zwischen den beiden Kernsubstanzen bestehen ferner auch noch solche zwischen dem Samenkern und dem Eiplasma, sowie den übrigen Bestandteilen des Eies, wie z. B. den Dottersubstanzen, und diese sind nun durchaus nicht alle einander gleich, proportional der Artverschiedenheit zunehmend, wie namentlich die Fälle von unvollkommener Reziprozität in den Ergebnissen der Bastardentwicklung lehren.

Schon in unserer Arbeit über Kreuzungsversuche bei Knochenfischen, wo wir eine ganze Reihe von solchen Fällen zusammengestellt haben, konnten meine Schwester und ich den Nachweis führen, daß die gestörten Wechselbeziehungen zwischen artfremdem Kern und Eiplasma bzw. Eidotter oft in Fällen schon zu erheblichen Entwicklungsstörungen führten, wo, wie die reciproke Kreuzung zeigte, die Kern- oder idioplasmatischen Verschiedenheiten noch gar nicht groß genug waren, um die Entwicklung des Bastardproduktes in stärkerem Maße ungünstig zu beeinflussen. Auch in unseren Amphibienversuchen haben wir einen neuen, sehr bemerkenswerten Fall von unvollkommener Reziprozität bei der Kreuzung der beiden Krötenarten Bufo communis und viridis kennen gelernt (Versuche C_1 und D_1), indem die bastardierten Eier von Bufo communis sich bis zur Metamorphose entwickelten, während die reciproke Kreuzung nur stark mißbildete, bereits während der ersten 12 Entwicklungstage absterbende Larven lieferte. Die eigentümlichen, besonders in den dotterreichen Teilen des Embryos beobachteten Erkrankungserscheinungen, die zum ausgedehnten Zerfall der dotterhaltigen Zellen führen, während die dotterarmen Embryonalzellen, die das Nervenrohr und die Sinnesorgane bilden, viel besser sich entwickeln, sprechen vielleicht für eine speziell zwischen dem Spermakern von Bufo communis und dem Eidotter von Bufo viridis bestehende Disharmonie. Schon in unserer Fischarbeit haben wir Erkrankungsformen von Bastarden beobachtet, deren Ursache wir, weil sie bei reciproker Bastardierung nur einseitig auftraten, in einer Disharmonie zwischen Spermakern und Eidotter zu finden glaubten. Allerdings waren es hier mehr quantitative Dotterunterschiede, die das Resultat der reciproken Kreuzung in der Weise beeinflußten, daß die Bastarde von der die größeren, voluminöseren Eier aufweisenden Art sich erheblich schlechter entwickelten als diejenigen, die von den kleineren Eiern abstammten, wie es namentlich in dem verschiedenen Ausfall der reciproken Kreuzungen Gobius capito mit Gobius jozo sehr deutlich zutage trat. Ein ähnliches Ergebnis hatten schon früher Newmann und Bancroft bei den reciproken Kreuzungen zweier Fundulusarten mit verschieden großen Eiern beobachtet, wo sich gleichfalls die Bastardembryonen, die von den voluminöseren Eiern abstammten, viel schlechter entwickelten als diejenigen aus den dotterärmeren kleineren Eiern.

In unserem Krötenversuch verläuft aber die Erkrankung der Bastardeier ganz anders als bei diesen Fischkreuzungen, auch kann der quantitative Unterschied in der Dottermenge gar nicht zur Erklärung herangezogen werden, da es hier im Gegensatz zu den Fischkreuzungen grade die kleineren Kröteneier sind, die sich viel schlechter entwickeln: wir werden daher mehr an qualitative Unterschiede in den Dottersubstanzen beider Krötenarten denken müssen. Ja es kann uns sogar wundernehmen, daß nach unseren Erfahrungen mit den verschieden großen Fischeiern, die im Vergleich zu den Bufo viridis-Eiern so erheblich größeren dotterreicheren Eier von Bufo communis bei der Kreuzung zu ganz normalen Larven sich entwickeln, ohne daß die große Dottermenge die Entwicklung behindert, und wir müssen uns ernstlich fragen, ob denn unsere in dem großen Dottergehalt der Fischeier erblickte Erklärung für die schlechte Entwicklung der Bastarde wirklich richtig ist. Ich glaube diese Frage aber doch bejahend beantworten zu können, denn wir dürfen folgenden, nach meiner Meinung wichtigen Unterschied zwischen beiden Versuchen nicht außer acht lassen, der einen Vergleich derselben nicht ohne weiteres zuläßt. Bei den gekreuzten Fischarten sind nicht nur die Eier verschieden groß, sondern ebenso die geschlechtsreifen Tiere. Wenn die Bastarde sich bis zum ausgewachsenen Endstadium entwickeln würden, so könnten wir wohl erwarten, daß sie eine intermediäre Größe zwischen den zeugenden Eltern erreichen würden. Durch den Samenfaden der kleineren Art würde also ein gegen die reine Form vermindertes Wachstum des Zeugungsproduktes veranlaßt werden. Wenn nun dieser Einfluß der väterlichen Art sich schon auf frühen Entwicklungsstadien zeigt, so erscheint es durchaus begreiflich, daß die auf eine größere Larve berechnete Dottermenge infolge der verminderten Wachstumsenergie nicht zur richtigen Zeit verbraucht werden kann und so die Entwicklung stört. Bei den beiden Krötenarten sind aber die ausgewachsenen Tiere gleich groß, sogar ist eher Bufo viridis etwas größer als Bufo communis; auch bei ihrer Verwandlung und auf noch früher vergleichbaren Entwicklungsstadien sind die anfänglich durch die verschiedenen Eigrößen bedingten Größenunterschiede schon völlig durch die vermehrte Wachstumsenergie der Larven von Bufo viridis wieder ausgeglichen. Es erscheint daher in diesem Falle durchaus verständlich, wenn auch das mit dem Samen von Bufo viridis bastardierte Ei von Bufo communis keine herabgesetzte

Wachstumsenergie zeigt, und daher die Dottermenge des Eies ebenso gut bewältigt als die reine Form.

Viel ungünstiger sind in dieser Hinsicht die Eier gestellt, die sich mit haploidem Kern entwickeln und die denn auch, mögen sie einem Bastardierungs- oder Radiumexperiment ihren Ursprung verdanken, stets mehr oder minder pathologisch sich entwickeln und als Zwerglarven vor Beginn der Metamorphose absterben. Schon in meiner Arbeit „Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen", habe ich versucht, die Ursache des pathologischen Zwergwuchses bei den haploidkernigen Froschlarven näher zu ergründen und kann heute zu meiner Freude den Nachweis erbringen, daß die Anschauungen, die ich damals mehr hypothetisch entwickelte, durch die Ergebnisse vorliegender Untersuchung ihre Bestätigung gefunden haben. —

Im Anschluß an die von Boveri begründete Lehre, daß eine halbe Chromosomengarnitur, mag sie vom Ei- oder Samenkern allein geliefert sein, zu einer normalen Entwicklung ausreicht, war die Meinung allgemein verbreitet, daß dieser Satz nicht nur für die Entwicklung der Seeigel-Eier bis zum Pluteustadium, sondern allgemein für die gesamte Entwicklung bis zum ausgewachsenen Tier seine Gültigkeit habe. Als es daher Delage und später Bataillon gelang, parthenogenetische Larven bis nach der Metamorphose zu züchten, die sich von normalen Larven gar nicht unterschieden, wurde fast allgemein angenommen, daß diese parthenogenetischen Tiere tatsächlich haploidkernig seien und daher zur Herstellung der normalen Größe doppelt so viel halb so große Zellen in ihren Organen und Geweben besitzen müßten als die ebenso großen normalen diploidkernigen. Für die Richtigkeit dieser Anschauung schien ferner noch die schon von Boveri festgestellte Tatsache zu sprechen, daß im Beginn der Gastrulation die Zahl der Zellen von parthenogenetischen haploidkernigen Seeigelblastulae tatsächlich gegen die Norm verdoppelt ist. —

Als nun aber in unseren Radiumversuchen trotz der Ausschaltung des väterlichen oder mütterlichen mit Radium bestrahlten Chromatins sich wider Erwarten keine normalen Larven entwickelten, vielmehr die haploidkernigen Embryonen aus diesen Versuchen stets neben mehr oder minder hochgradigen pathologischen Erscheinungen einen ausgeprägten Zwergwuchs aufwiesen, tauchten in mir Zweifel auf, ob denn tatsächlich, wie bisher allgemein angenommen wurde,

die auf die Hälfte verminderte Kern- und Zellgröße so ganz ohne Einfluß auf die Entwicklung ist. Zwar konnte ich selbst durch Zellzählungen nachweisen, daß im Beginn der Gastrulation die haploidkernigen Froschgastrulae tatsächlich doppelt so viel halb so große Zellen besitzen als die diploidkernigen Kontrollgastrulae. Aber nach allem, was wir über die Beziehungen zwischen gebildeter Kernmenge und Beginn des Gastrulationsprozesses wissen, kann uns dies nicht wundernehmen. Denn die Gastrulation tritt eben erst ein, wenn eine bestimmte Menge von Kernsubstanz gebildet ist, und es ist klar, daß dieses richtige Verhältnis zwischen Kernmenge und Eimasse in den haploidkernigen Eiern erst erreicht wird, wenn ihre Zellen sich einmal mehr geteilt haben als die der Normaleier. Viel wichtiger und durchaus noch nicht erforscht war dagegen die Frage, ob diese auf dem Gastrulastadium gegen die Norm verdoppelte Zellenzahl auch weiterhin bis zur Entwicklung zum ausgewachsenen Tier beibehalten wird, wodurch ja allein das Entstehen von gleich großen Individuen gewährleistet wird, ob also diese abnorm kleinen Zellen die gleiche Wachstumsenergie besitzen als die doppelt so großen Normalzellen. Ich glaubte diese Frage nun für meine haploidkernigen Froschlarven verneinen zu müssen, wobei ich mich unter anderem auch auf die beiden Mutationen Oenothera gigas und Artemia salina bivalens stützte, zwei Fälle, wo eine gegen die Norm verdoppelte Chromosomenzahl, wie Gates und Artom nachwiesen, eine Art Riesenwuchs hervorruft. Nach der bisher herrschenden Ansicht, daß der Kern- und Zellgröße kein Einfluß auf die Größe des erwachsenen Organismus zukommt, hätte man also erwarten müssen, daß der tetraploidkernige Organismus eine gegen die Norm auf die Hälfte reduzierte Kern- und Zellzahl besitzt, und tatsächlich hat auch Boveri an tetraploiden Seeigelgastrulae nachgewiesen, daß dieselben im Beginn der Gastrulation nur halbsoviel doppelt so große Zellen besitzen als normale diploidkernige, weil eben das den Eintritt der Gastrulation veranlassende Mengenverhältnis von Kern- und Plasmasubstanz schon eine Teilungsstufe früher bei ihnen erreicht wird. Wenn nun tatsächlich aber, wie der Riesenwuchs bei Oenothera gigas und Artemia salina bivalens zeigt, die erwachsenen Organismen mehr als die Hälfte doppelt so großer Zellen besitzen, so muß eben die Wachstums- und Vermehrungsenergie bei ihnen stärker gewesen sein als es der Norm entspricht, eine Auffassung, die für Artemia salina bivalens von

Artom, für Oenothera gigas namentlich von Gates auch vertreten wird.

Es ist nun gerade seit Erscheinen meiner damaligen Arbeit der ursächliche Zusammenhang zwischen vermehrter Chromosomenzahl und stärkerem Wuchs bei Oenothera gigas von de Vries und Stomps bestritten worden. Nach den neuen Untersuchungen Winklers „über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen" kann aber nicht mehr daran gezweifelt werden, daß die Deutung von Gates eine richtige ist. Winkler gelang es, somatische Zellen von Solanum nigrum und lycopersicum durch Pfropfung zur Verschmelzung zu bringen und diese dann zur Erzeugung eines neuen Individuums auf dem Wege der Adventivsproßbildung zu veranlassen. Die so entstandenen tetraploidkernigen Pflanzen zeichneten sich von der diploidkernigen Mutterform ebenfalls durch deutlichen Riesenwuchs aus.

Nachdem also durch Winkler der sichere Nachweis erbracht ist, daß eine verdoppelte Chromosomenzahl die Ursache der Entstehung von riesenwüchsigen Organismen ist, ist der Schluß, zu dem ich schon damals vor der Winklerschen Arbeit gelangte, wohl berechtigt, daß umgekehrt eine gegen die Norm um die Hälfte verminderte Chromosomenzahl Zwergenwuchs veranlaßt. „Für das verringerte Wachstum der parthenogenetischen Larven des Radiumversuchs müssen wir daher die haploide Beschaffenheit des Kernapparates und die damit verbundene reduzierte Zellgröße verantwortlich machen", so schrieb ich schon damals in meiner Radiumarbeit. Zugleich suchte ich das stets neben dem Zwergwuchs beobachtete Auftreten von allerlei pathologischen Störungen bei den parthenogenetischen haploidkernigen Larven, wie namentlich die Bauchwassersucht ebenfalls durch die verringerte Wachstumsenergie der Zellen und das dadurch geschaffene Mißverhältnis zwischen dem im Ei zu verarbeitenden Dottermaterial zu erklären und kam zu dem Schluß, daß „eine Entwicklung lebensfähiger haploidkerniger Zwerglarven aus ganzen Eiern aus diesem Grunde wenig wahrscheinlich ist". Inzwischen haben meine Schwester und ich namentlich bei der Kreuzung der beiden Fische Gobius capito und jozo Befunde erhoben, die, wie auch schon in dieser Arbeit erwähnt, ebenfalls ein Mißverhältnis zwischen Dottermenge und Wachstumsenergie des Zellenmaterials erkennen lassen. Wenngleich auch der Grund für die verringerte Wachstumsenergie bei den Gobiuseiern ein anderer

ist, so liegen doch sonst die Verhältnisse in beiden Fällen gleich, und es läßt sich daher wohl schließen, daß in beiden Fällen die verminderte Wachstumsenergie und die im Verhältnis zu ihr zu große Dottermenge die Entwicklung ungünstig beeinflussen.

Trotz dieser neuen Beweise zugunsten meiner damals geäußerten Ansicht würde ich aber vielleicht trotzdem auch heute noch an ihrer ausschließlichen Gültigkeit zweifeln und die Möglichkeit in Erwägung ziehen, daß außerdem vielleicht auch die Anwesenheit von Radiumchromatin die Entwicklung des Eies stört und zu einer pathologischen macht, wenn nicht die Ergebnisse dieser Arbeit diese letztere Möglichkeit ganz ausschließen.

Wir haben gesehen, daß bei einer ganzen Reihe von Kreuzungen (C_2, C_3, D_2, D_3, E_1) unter Ausschaltung des väterlichen Chromatins haploidkernige Larven entstehen, die genau so wie in den Radiumversuchen deutlichen Zwergwuchs, daneben aber auch noch mehr oder minder starke Entwicklungsstörungen wie namentlich Bauchwassersucht aufweisen, so daß weder bei Rana esculenta, noch bei den beiden Krötenarten die Larven sich bis zur Metamorphose am Leben erhalten lassen.

Hier könnte man ja noch annehmen, daß das artfremde Spermachromatin dieselbe vergiftende Wirkung auszuüben imstande sei wie das Radiumchromatin. Dieser letzte Einwurf wird aber sofort gänzlich hinfällig, wenn wir namentlich in dem Versuch E_1 sehen, wie, trotzdem doch auch hier der artfremde Samenkern sich im Ei befindet, allein durch eine Verdoppelung der halben Chromosomenzahl der Zwergenwuchs und die Entwicklungsstörungen ausbleiben und einer Entwicklung Platz machen, die in vielen Fällen einen ganz normalen, nicht verkleinerten Embryo hervorbringt. Auf Grund dieser Tatsache kann wohl an dem ursächlichen Zusammenhang zwischen haploider Kernbeschaffenheit und Zwergenwuchs mitsamt den Entwicklungsstörungen, die bei den Amphibien in seinem Gefolge auftreten, kein Zweifel mehr herrschen.

Wenn daher von Bataillon und neuerdings auch von Loeb und Bancroft parthenogenetische Fröschchen mittels der Anstichmethode gezüchtet worden sind, die sich in ihrer Größe von gleich alten und gleich weit entwickelten normalen Fröschen nicht unterscheiden, so kann nach den Ergebnissen vorliegender Arbeit wohl mit Sicherheit behauptet werden, daß diese entgegen der Annahme der genannten Forscher nicht haploide, sondern diploide

Kerne besitzen. Da ja von mehreren Tausend angestochenen Eiern nur einige wenige sich bis zur Metamorphose haben züchten lassen, die andern aber, soweit sie sich überhaupt normal zweigeteilt haben, sämtlich schon als mehr oder minder alte Larven abgestorben sind, so liegt der Schluß nahe, daß diese wenigen Eier ebenfalls, wie in meinen Kreuzungsversuchen, eine Regulation ihrer Chromosomenzahl erfahren haben, ein Schluß, der noch dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, als ja Herlant bei den durch Anstich aktivierten Eiern öfters vor der ersten Teilung des Eies anstatt eines Dyasters einen Monaster hat beobachten können, und Brachet bei einer Zählung der Chromosomen in einem Fall mit Sicherheit mehr als die haploide Zahl festgestellt hat. Neuerdings hat nun Herlant mitgeteilt, daß die mit der Anstichmethode erzielten Froschlarven in der Regel auch deutlichen Zwergenwuchs zeigen, seine Ergebnisse stimmen also mit den meinigen weitgehend überein und unterscheiden sich nur dadurch von ihnen, als Herlant einige dieser Zwerglarven bis zur Metamorphose gebracht haben will. Sollte sich tatsächlich ihre Haploidkernigkeit erweisen lassen, so könnte das günstigere Aufzuchtergebnis bei Herlant wohl dadurch erklärt werden, daß durch das Anstechen mit einer Nadel die Eier einen Dotterverlust erfahren haben, wodurch das Mißverhältnis zwischen Dottermenge und verminderter Wachstumsenergie der haploidkernigen Zellen wieder ausgeglichen würde. Für wahrscheinlicher möchte ich es aber vorläufig doch halten, daß auch diese metamorphosierten parthenogenetischen Fröschchen Herlants diploide Kerne besitzen.

Es sei hier nur kurz darauf hingewiesen, daß für die Frage der Geschlechtsbestimmung es durchaus notwendig ist, die Genese der Kerne bei den parthenogenetischen Larven genau zu kennen. Ohne diese Kenntnis ist es zwecklos, aus dem Geschlecht der parthenogenetischen Fröschchen auf die Homozygotie oder Heterozygotie der Froscheier in bezug auf das Geschlecht Schlüsse zu ziehen, wie es von Loeb und Bancroft kürzlich geschehen ist.

Wir werden auf diese Frage eingehen, wenn wir das Geschlecht bei unseren neotonischen Pseudobastarden von Rana esculenta bestimmt haben, die, wie wir ja wissen, diploide Kerne besitzen, welche aus dem haploiden Eikern durch Verdoppelung seiner Chromosomen entstanden sind. Es steht ferner zu hoffen, daß es gelingen wird, solche diploidkernigen, rein mütterliches Chromatin führenden

Frösche und Kröten in größerer Anzahl als bisher durch die Kreuzungsexperimente zu erhalten, indem wir bei unseren parthenogenetischen Larven, wie wir sie durch die Mesothorium- oder Methylenblauvorbehandlung der zu ihrer Besamung benutzten Spermien erhalten, durch chemische oder mechanische Mittel vor der ersten Eiteilung eine Monasterbildung erzeugen, und so eine Verdoppelung der haploiden Kernsubstanz bewirken.

4. Schluß: Versuch einer Einteilung der Bastarde nach ihrer Entstehung und Entwicklungsweise.

Am Schlusse meiner Arbeit wird es sich empfehlen, die Hauptergebnisse kurz noch einmal übersichtlich zusammenzustellen. Ich möchte dabei folgende Einteilung der Bastarde nach ihrer Entstehung und Entwicklungsweise vorschlagen: Je nachdem sich der Samenkern an der Entwicklung beteiligt oder nicht, können wir zwei Gruppen unterscheiden, die wahren Bastarde oder Orthonothi und die falschen Bastarde oder Pseudonothi. Die Orthonothi können wir wieder in mehrere Untergruppen gliedern, je nachdem im Kreuzungsexperiment zeugungsfähige Nachkommen oder sterile, sonst aber normal gebildete ausgewachsene Mischlinge oder schließlich nur stark mißbildete, kranke, frühzeitig absterbende Bastardprodukte entstehen. Die Repräsentanten der ersten beiden Untergruppen hat Poll Tokonothi und Steironothi genannt, für die dritte Abteilung der kranken Bastarde dürfte sich der Name Dysnothi empfehlen.

Die andere Hauptgruppe, die Pseudonothi, die also Kerne mit rein mütterlichem Chromatin besitzen und deshalb auch keine väterlichen Eigenschaften aufweisen, vielmehr sich auf parthenogenetischer Grundlage entwickelt haben, zerfallen wieder in zwei Unterabteilungen, solche mit haploiden Kernen und solche mit diploiden regulierten Kernen. Die ersten zeigen infolge ihrer Haploidkernigkeit Zwergenwuchs, die diploidkernigen unterscheiden sich überhaupt nicht, wenigstens bis zur Metamorphose, von Tieren der reinen mütterlichen Art.

Von den bisher bekannten Amphibienbastarden gehören zur großen Gruppe der Orthonothi die Kreuzungsprodukte aus folgenden Versuchen, wobei nur solche berücksichtigt sind, bei denen ein größerer oder kleinerer Prozentsatz der Eier sich normal furcht:

1. Rana arvalis ♀ × Rana fusca ♂, 2. Bufo communis ♀ × Bufo viridis ♂, 3. Triton taeniatus ♀ × Triton cristatus ♂, 4. Bufo viridis ♀ × Bufo communis ♂, 5. Bufo communis ♀ × und viridis ♀ × Rana fusca ♂, 6. Bufo communis ♀ × Rana arvalis ♂ und Rana esculenta ♂, 7. Rana arvalis ♀ × esculenta ♂ und reciprok (Gebhard), 8. Rana eculenta ♀ × Rana fusca ♂.

Alle diese Versuche ergeben kranke Bastarde (Dysnothi), mit Ausnahme der unter Nr. 1—3 angeführten, die lebensfähige ausgewachsene Tiere hervorbringen. Es ist bisher noch nicht festgestellt, ob diese den Tokonothi oder den Steironothi zugezählt werden müssen.

Folgende Versuche liefern dagegen falsche Bastarde oder Pseudonothi:

1. Bufo communis ♀ × Hyla arborea ♂, 2. Bufo communis ♀ × Pelobates fuscus ♂, 3. Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂, 4. Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂ und Bufo communis ♂. Ferner sind noch zu den Pseudonothi diejenigen Larven zu rechnen, die man bei den Versuchen Bufo communis ♀ und Bufo viridis ♀ × Rana fusca erhält, wenn man den Samen vor seiner Verwendung zur Befruchtung intensiv mit Mesothorium bestrahlt oder Methylenblau auf ihn einwirken läßt.

Die Mehrzahl dieser Pseudonothi ist haploidkernig, zeigt also Zwergenwuchs: mit Ausnahme der Kreuzung Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂ lieferten aber alle übrigen Versuche auch einige diploidkernige Pseudobastarde von normaler Größe.

Den Grund dafür, ob die Verbindung zweier verschiedener Artzellen einen mehr oder minder normalen Orthonothos oder einen Pseudonothos liefert, erblicken wir in der größeren oder geringeren Harmonie der durch die elterlichen Keimzellen überkommenen Entwicklungstendenzen. Nach O. Hertwig spielt hierbei die Harmonie oder Disharmonie der in den Kernen der Geschlechtszellen repräsentierten Idioplasmen die Hauptrolle. Jedoch dürfen wir nicht übersehen, daß neben diesen gewiß für die Entwicklung sehr wichtigen Beziehungen zwischen den beiden Kernen auch solche zwischen dem väterlichen Kern und dem mütterlichen Eiplasma bzw. den anderen Substanzen des Eies, wie z. B. dem Dotter, bestehen. Der verschiedene Ausfall reciproker Kreuzungen hat uns gezeigt, daß der Grad der Harmonie, bzw. Disharmonie zwischen den beiden Kernsubstanzen einerseits und dem Spermakern und dem Eiplasma oder Eidotter andererseits nicht immer völlig parallel

geht, sondern daß z. B. eine Harmonie zwischen den beiden Kernsubstanzen, wie sie bei den beiden Krötenarten besteht, eine Disharmonie zwischen dem Samenkern von Bufo communis und den plasmatischen Eisubstanzen von Bufo viridis nicht ausschließt. Oft ist diese Disharmonie, wie namentlich einige Fischkreuzungen gelehrt haben, rein quantitativer Natur, in dem Krötenfall dagegen scheint sie durch qualitative Unterschiede bedingt zu sein. Eine Disharmonie zwischen Samenkern und Eiprotoplasma trotz weitgehender Harmonie der beiden Kernsubstanzen hat uns ferner Baltzer bei der Kreuzung Strongylocentrotus ♀ × Sphaerechinus ♂ kennen gelehrt.

Erst wenn es daher gelingen sollte, diese mehr sekundären, durch die besondere Beschaffenheit der Eisubstanzen hervorgerufenen von den wirklich idioplasmatisch durch die Verschiedenheit der Kerne bedingten Disharmonien zu trennen, wird es möglich sein, aus den Ergebnissen der Bastardierungen Schlüsse auf die mehr oder minder große Aehnlichkeit der beiden zur Kreuzung benutzten Spezies und daraus wieder auf die Nähe ihrer Verwandtschaft zu ziehen. Bis dahin aber dürfte in dieser Frage die größte Vorsicht am Platze sein.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln.

Die Herstellung der Abbildungen erfolgte so, daß von den Embryonen mikrophotographische Aufnahmen angefertigt und auf den Kopien derselben noch die feineren Details mit Tusche und Bleistift eingezeichnet wurden.

Tafel: XIII.

Die Figuren 1—17 und 24—28 sind 5mal, die Figuren 18—23 7mal vergrößert. Die Embryonen Fig. 1—10 stammen aus dem Kreuzungsversuch Bufo communis ♀ × Hyla arborea ♂:

Fig. 1 und 2. 20 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 3. 20 Tage alte Kontroll-Larve.
Fig. 4 und 5. 21 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 6 und 7. 31 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 8 und 9. 40 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 10. 40 Tage alte Kontroll-Larve.

Die Embryonen Fig. 11—25 stammen aus der Kreuzung: Bufo communis ♀ × Pelobates fuscus ♂.

Fig. 11. 14 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 12. 14 Tage alte Kontroll-Larve.
Fig. 13 und 14. 19 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 15. 19 Tage alte Kontrolle.
Fig. 16. 80 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 17. 80 Tage alte Kontrolle.
Fig. 18 und 19. 12 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 20. 12 Tage alte Kontrolle.
Fig. 21 und 22. 13 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 23. 13 Tage alte Kontrolle.
Fig. 24. 36 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 25. 36 Tage alte Kontrolle.

Die Embryonen Fig. 26 und 28 stammen von Eiern von Bufo communis, die mit Samen von Rana fusca befruchtet wurden, der vor seiner Verwendung zur Kreuzbefruchtung während 1½ Stunden der Einwirkung einer 0,05% Methylenblaulösung ausgesetzt und gleichzeitig mit einem Mesothoriumpräparat von der Stärke von 55 mg Radiumbromid bestrahlt wurde. Alter 47 und 51 Tage. Fig. 27. 51 Tage alte Kontroll-Larve von Bufo communis.

Tafel: XIV.

Die Figuren 29—31 sind 12mal, die Figuren 32—55 sind 7mal, die Figuren 56—62 sind 8mal vergrößert.

Die Embryonen Fig. 29—43 stammen aus der Kreuzung: Bufo viridis ♀ × Bufo communis ♂. Diejenigen der Fig. 44—47 aus der Kreuzung Bufo viridis ♀ × Hyla arborea ♂. Die Embryonen Fig. 48—55 stammen von Eiern von Bufo viridis, die mit Samen von Rana fusca befruchtet wurden, der vor seiner Verwendung zur Kreuzbefruchtung 4 Stunden mit Mesothorium = 55 mg reinem Radiumbromid bestrahlt worden war. Die Embryonen Fig. 56—62 haben sich aus Eiern von Rana esculenta entwickelt, die mit Samen von Bufo viridis kreuzbefruchtet wurden.

Fig. 29 und 30. 4 Tage alte Bastardembryonen.
Fig. 31. 4 Tage alter Kontrollembryo.
Fig. 32—34. 7 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 35 und 36. 12 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 37—40. 9 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 41. 10 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 42. 9 Tage alte Kontrolle.
Fig. 43. 10 Tage alte Kontrolle.
Fig. 44—47. 10 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 48—51. 10 Tage alte parthenogenetische Larven.
Fig. 52—54. 13 Tage alte parthenogenetische Larven.
Fig. 55. 13 Tage alte Kontroll-Larve.
Fig. 56 und 57. 12 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 58. 12 Tage alte Kontrolle.
Fig. 59 und 60. 14 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 61. 15 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 62. 14 Tage alte Kontroll-Larve.

Tafel: XV.

Die Fig. 63—68, 75, 76 sind 8mal, die Fig. 69—74 5mal vergrößert. Die abgebildeten Bastardlarven stammen aus der Kreuzung: Rana esculenta ♀ × Bufo viridis ♂, die Kontrollen sind reine Larven von Rana esculenta.

Fig. 63 und 64. 11 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 65. 11 Tage alte Kontrolle.
Fig. 66 und 67. 19 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 68. 19 Tage alte Kontrolle.
Fig. 69. 36 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 70. 38 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 71. 36 Tage alte Kontrolle.
Fig. 72 und 73. 26 Tage alte Bastardlarven.
Fig. 74. 26 Tage alte Kontrolle.
Fig. 75. 21 Tage alte Bastardlarve.
Fig. 76. 21 Tage alte Kontrolle.

Literaturverzeichnis.

Artom, C.: Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere Artemia. Arch. f. Zellforsch., Bd. IX, 1912.

Baltzer, F.: Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch., Bd. V, 1910.

Bancroft, Fr. W.: Heredity of pigmentation im Fundulus hybrids. Journ. of Exp. Zool., Bd. XII, 1912.

Bataillon, E.: Le problème de la fécondation circonscrite par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique Arch. de Zool. Exp., Tome 6, Nr. 2, 1910.

Derselbe: L'imprégnation hétérogène sans Amphimixie nucléaire chez les Amphibiens et les Echinodermes. Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. 28, 1909.

Born, G.: Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Arch., Bd. 32, 1883.

Derselbe: Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.

Boveri, Th.: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

Derselbe: Zellstudien. Heft IV. Jena 1900.

Derselbe: Zellstudien. Heft V. Jena 1905.

Derselbe: Zellstudien. Heft VI. Jena 1907.

Derselbe: Ueber die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. d. Phys. med. Ges. z. Würzburg n. F. Bd. 43, 1914.

Brachet, A.: La parthénogenèse expérimentale dans l'oeuf de Rana fusca. Arch. de biol., Tome 26, 1911.

Derselbe: La polyspermie expérimentale dans l'oeuf de Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, II. Abt., 1912.

Derselbe: Etudes sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'oeuf parthénogénétique. Arch. de biol., Tome 26, 1911.

Buchner: Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellforsch., Bd.VI, 1911.

Chambers, R.: Einfluß der Eigröße und der Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.

Gates, R. R.: Tetraploid Mutants and Chromosome Mechanisms. Biol. Zentralblatt, Bd. 33, 1913.

Gates, R.: The stature and chromosomes of Oenothera de Vries. Arch. f. Zellforsch., Bd. III, 1909.

Gerassimon, J. J.: Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. I, 1902.

Derselbe: Ueber die Größe des Zellkerns. Beihefte zum botanischen Zentralblatt. Bd. XVIII Abt. I, Heft I, 1904.

Godlewski, E. jun.: Physiologie der Zeugung. Handb. d. vergl. Physiol. Herausgeg. v. Hans Winterstein. Bd. III, 2. Verlag G. Fischer, Jena.

Herlant: Recherches sur les oeufs di-et-trispermiques de grenouille. Arch. de Biol., Tome 26, 1911.

Derselbe: Etude sur les bases cytologiques du mécanisme de la parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. Arch. de Biol. Tome 28, 1913.

Herbst, C.: Vererbungsstudien: VI u. VII. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27, 1909, Bd. 34, 1912.

Hertwig, G.: Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.

Derselbe: Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, Abt. II, 1912.

Derselbe: Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, 1913.

Hertwig, O.: Allgemeine Biologie. IV. Auflage. Jena 1912.

Derselbe: Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 15. Juli 1909. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. XI, 1910.

Derselbe: Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 28. Juli 1910. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. XXXIX, 1910.

Derselbe: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn, Fr. Cohen, 1911.

Derselbe: Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. Mitteilung vom 6. Juli 1911. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. XL, 1911.

Derselbe: Veränderung der idioplasmatischen Beschaffenheit der Samenfäden durch physikalische und chemische Eingriffe. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. 31, 1912.

Derselbe: Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen. Scientia. Bd. 12, Jahrg. 6, 1912.

Derselbe: Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt II, 1913.

Derselbe: Experimentelle Studien am tierischen Ei. Jenaische Zeitschrift, Bd. 17, 1890.

Hertwig, Paula: Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, 1913.

Dieselbe: Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Froschembryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. II, 1916.

Hertwig, G. und P.: Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, Abt. II, 1913.

Dieselben: Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. II, 1914.

Hertwig, R.: Ueber neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908.

Hinderer, Th.: Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 38, 1914.

Kostanecki, K.: Ueber parthenogenetische Entwicklung der Eier von Maktra mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, Abt. II, 1911.

Krüger, E.: Ovogenese und Spermatogenese von Rhabditis aberrans. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 105, Heft 1, 1913.

Kupelwieser: Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27, 1909.

Derselbe: Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien. Arch. f. Zellforsch., Bd. VIII, 1912.

Lewy, F.: Ueber künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. II, 1913.

List, J. H.: Ueber Barstardierungsversuche an Knochenfischen (Labriden). Biol. Zentralbl.,Bd. 7, 1887

Marchal, El. und Em.: Aposporie et sexualité chez les mousses. III. Bulletin d. l'Acad. royale de Belgique, 1911.

Meves, Fr.: Chromosomenlängen bei Salamandra nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. 2, 1911.

Moenkhaus, W. J.: The development of the Hybrids betwen Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. American. Journal of Anatomy, Bd. 3,1904.

Newman, H. H.: The Process of Heredity as exhibited by the development of Fundulus hybrids. Journal of experimental Zool., Bd. 5, 1908.

Derselbe: Further studies of the process of heredity in Fundulus hybrids. Journ. of exper. Zool., Bd. 8, 1910.

Oppermann, K.: Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung, mit radiumbestrahlten Samenfäden. I. u. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, Abt. II, 1913.

Pflüger, E.: Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. XXIX, 1882.

Derselbe: Untersuchungen über Bastardierung der anuren Batrachier und die Prinzipien der Zeugung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 32, 1883.

Poll, H.: Mischlingskunde, Aehnlichkeitsforschung und Verwandtschaftslehre. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 1911.

Derselbe: Mischlingsstudien V. Vorsamenbildung bei Mischlingen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. III, 1911.

Derselbe: Mischlinge von Triton cristatus und Triton vulgaris. Biol. Zentralbl., Bd. 29, 1909.

Shearer, Cresswell und Lloyd, D. J.: On methods of producing artificial parthenogenesis in Echinus esculentus and the rearing of the parthenogenetic plutei through metamorphosis. Micr. Journ. Vol. 58, 1913.

Shearer, de Morgan, Fuchs: Notice on the experimental hybridisation of echinids. Micr. Journ. Vol. 58, 1913.

Stomps, Theo J.: Die Entstehung von Oenothera gigas de Vries. Ber. d. Deutschen botan. Ges., 1912, Bd. 30.

Tischler: Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. I. Arch. f. Zellforsch., Bd. V, 1910.

De Vries: Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Bornträger Berlin 1913.

Winkler, H.: Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl. Zeitschr. f. Bot., 8. Jahrg., Heft 7/8. 1916.

Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien.

Von

Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Taf. XI und XII und 18 Figuren im Text.

Inhalt:

I. Einleitung.

Das Studium tierischer Spermien und ihrer Entwicklung hat ergeben, daß die Plastosomen zum Aufbau der Spermien in außerordentlich verschiedener Weise verwendet werden.

Bei zahlreichen fadenförmigen Spermien bilden sie um den Anfangsteil des Schwanzfadens herum eine Scheide. Diese entsteht entweder dadurch, daß körnige Plastosomen (Plastochondrien) sich dem Schwanzfaden direkt auflagern, wie es z. B. bei den Säugetieren der Fall ist (A. v. Brunn [1884], Benda [1897] u. a.), oder aber sie geht aus einem einheitlichen Körper hervor, der sich in den Spermatiden durch Verschmelzung von Plastochondrien gebildet hat (v. la Valette St. George [1886], Meves [1900] u. a.). Bei den Spermien anderer Tiere, vieler Molluscen und Würmer, liegen eine Anzahl solcher Körper (gewöhnlich 4—6) am hinteren

Ende des Kopfes um die Insertionsstelle des Schwanzfadens herum (Retzius, 1904). Bei Echinus handelt es sich um eine dem hinteren Kopfende aufgelagerte Kappe, die von einem Loch durchbohrt wird, durch welches der Schwanzfaden hindurchzieht (Meves, 1912). Bei Phallusia entwickelt sich aus den Plastosomen eine röhrenförmige Scheide, welche den mittleren Teil des pfriemenförmigen Kopfes umgibt (Meves, 1913). In den schwanzlosen Spermien der Nematoden, Decapoden und bei den wurmförmigen Spermien gewisser Molluscen ist die Anordnung der Plastosomen, wie Duesberg (1912 S. 685) sagt, „keiner Regel unterworfen und man muß sich an die Beschreibung jedes einzelnen Falles halten".

Die verschiedene Lagerung der Plastosomen bei den verschiedenen Spermien ist mir stets als ein Hinweis darauf erschienen, daß diese Protoplasmagebilde weniger für das Eigenleben der Spermien von Bedeutung sind als vielmehr ein Material darstellen, welches erst im Ei zur Wirksamkeit gelangt.

Der durch Verschmelzung der Plastochondrien entstehende Körper, welcher bei vielen Tieren im Beginn der Spermiogenese, zuweilen in mehrfacher Zahl, auftritt und an den reifen Spermien entweder als solcher persistiert oder aber zum Aufbau einer den Schwanzfaden umgebenden Hülle verwendet wird, ist von v. la Valette St. George anfangs (1867) als Nebenkörper, von Bütschli (1871), dem sich der eben genannte Forscher später anschloß, als Nebenkern, von Retzius (1904) als Nebenkernorgan bezeichnet worden. Meinerseits halte ich es für erwünscht, einen Namen zu benutzen, in welchem die Bildungsweise dieses Körpers aus Plastosomen zum Ausdruck kommt.

Waldeyer hat nun schon 1903 S. 204 die Spermien in die Bestandteile, aus welchen sie sich aufbauen, zerlegt, indem er an ihnen ein Karyomer, Centromer und Cytomer unterschieden hat. „Der Kopf würde dann im wesentlichen dem Karyomer, der Hals als wesentliches Centrosomenstück dem Centromer, der Rest dem Cytomer entsprechen."

Es liegt daher nahe, den aus den Plastosomen entstehenden Spermienteil mit dem Ausdruck Plastomer[1]) zu belegen, welcher ebenso gut auf den Nebenkern anwendbar ist, wie er sich

1) Diejenigen Autoren, welche eine rein morphologische Nomenclatur vorziehen, würden Chondriomer wählen können.

z. B. für die plastosomatische Schwanzscheide der Säugetierspermien oder für die Gesamtheit der Plastochondrien gebrauchen läßt, welche bei den Ascarisspermien das Cytoplasma besonders des Kopfteils erfüllen.

Waldeyer sagt, daß eine „Einteilung der Spermien auf Grund ihrer wesentlich wirksamen Teile" „insofern wenig Wert" habe, „als cytoplasmatische Teile über das ganze Spermium sich erstrecken können und Centrosomenteile auch im Verbindungsstücke sich finden". Das ist zweifellos richtig; der gerügte Uebelstand wird aber durch die Vorteile, welche eine solche Einteilung für bestimmte Zwecke bietet, nach meinem Dafürhalten reichlich aufgewogen.

Ueber die Lokalisation der Plastosomen an pflanzlichen Spermien hatte bisher nur Retzius berichtet, welcher 1906 in dem von Guignard (1889) beschriebenen „Kern" der Fucusspermien ein „Nebenkernorgan" oder Plastomer erkannt hat.

Ich selbst hatte mir die Aufgabe gestellt, weitere pflanzliche Spermien auf ihre plastosomatischen Bestandteile zu untersuchen und mir dafür die Charaspermien ausgesucht. Während ich nun mit dem Studium derselben beschäftigt war, erschien in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft eine Mitteilung von Kylin (1916), in welcher die Existenz eines „Nebenkernorgans" (Retzius) an den Fucusspermien in Abrede gestellt wird. Dadurch wurde ich veranlaßt, die mir schon seit längerer Zeit bekannten Fucusspermien an dieser Stelle ebenfalls zu behandeln und will im folgenden mit den letzteren beginnen und die Schilderung meiner Befunde an den Charaspermien anschließen.

II. Die Spermien von Fucus serratus.

Die Spermien der Fucaceen sind zum erstenmal von Thuret (1854, vgl. auch Thuret und Bornet, 1878) als sehr kleine hyaline Körperchen beschrieben worden, welche ein orangefarbenes Korn einschließen und mit zwei sehr zarten Cilien von ungleicher Länge ausgestattet sind. Speziell bei Fucus haben sie nach Thuret die Gestalt einer kleinen Flasche, deren Hals den kürzeren Faden trägt; der längere geht von dem orangefarbenen Korn aus und schleppt während der Bewegung hinterher.

In dem orangefarbenen Fleck („Augenfleck"), welcher, wie schon Thuret bemerkt, auch in der Zweizahl vorhanden sein kann, ist von Schmitz (1882) ein Chromatophor erkannt worden.

Strasburger hat dann in der ersten Auflage seines botanischen Practicums (1884 S. 390) zuerst festgestellt, „daß fast der ganze Körper des Spermatozoiden aus Kernsubstanz besteht".

Behrens (1886 S. 95) beschreibt die Fucusspermien als „birnförmig, mit dem spitzen Pol nach vorn gewendet, bilateral und dorsiventral, mit einem ventralen gelben Körper oder deren zwei versehen . . .". Jedes Spermatozoid enthält „einen an Chromatinsubstanz reichen Kern, der seine Hauptmasse bildet". „Färbungsmittel tingieren den Kern tiefer und lassen um ihn einen weniger gefärbten Mantel, aus Plasma bestehend, erkennen." Eine Struktur ist im Kern der freigewordenen Spermatozoiden nicht nachzuweisen.

Während also Strasburger und Behrens die Hauptmasse des Spermiums aus Kernsubstanz bestehen lassen, ist dies nach Guignard (1889) nicht zutreffend. Der birnförmige Körper des Spermiums wird nach ihm von Protoplasma gebildet. In dem dickeren Ende der Birne liegt, in Kontakt mit dem Chromatophor oder ein wenig von ihm entfernt, ein kleiner runder Körper, welcher den Kern darstellt (Textfigur 1). In diesem Kern soll man nach Guignard ein chromatisches Netzwerk mit sehr deutlichen Maschen wahrnehmen können, welches allerdings ziemlich schwierig in seiner normalen Form zu fixieren ist. Das Protoplasma setzt sich aus so feinen Granulationen zusammen, daß man es für vollständig homogen halten könnte; da es sich mit den meisten Chromatinfärbemitteln sehr schnell und intensiv färbt, wird der Kern alsbald verdeckt, wenn man diese Reagentien nicht in sehr verdünnter Lösung einwirken läßt.

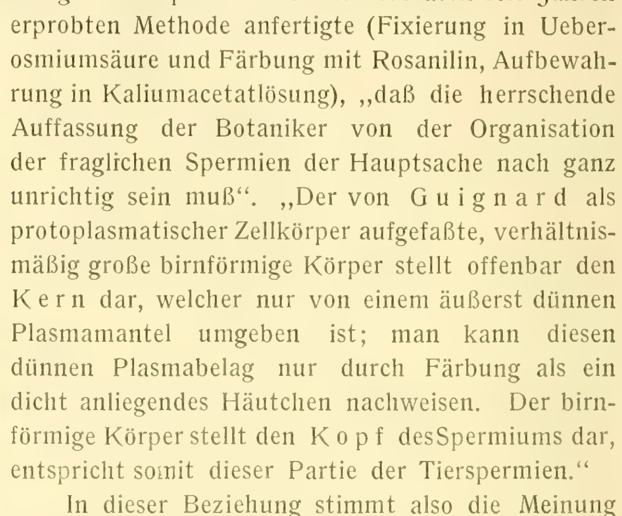


Fig. 1. Spermium von Fucus serratus. Nach Guignard (1889).

Demgegenüber versichert Strasburger in einer Abhandlung über Kernteilung und Befruchtung bei Fucus (1897 S. 207) aufs neue, ohne der Resultate von Guignard Erwähnung zu tun, daß der Kern die Hauptmasse des Spermatozoids bildet und daß er von einem Plasmamantel umhüllt wird, in welchem der Chromatophor liegt.

Wie Retzius (1906) in seiner Mitteilung über die Spermien der Fucaceen bemerkt, hat Oltmanns (1905) in seiner „Morpho-

logie und Biologie der Algen“ die Auffassung und Figuren von Guignard akzeptiert; auch in die Lehrbücher der Botanik, z. B. in den von Schenk verfaßten Teil (Kryptogamen) des Strasburgerschen Lehrbuchs, sind sie übergegangen. „Offenbar“, sagt Retzius, „betrachtet man demnach allgemein in der botanischen Welt die Darstellung und Anschauung Guignards als die richtige.“ Retzius fand aber „zu seinem Erstaunen“ gleich in dem ersten Präparat, das er nach der von ihm für die Untersuchungen der Spermien der Evertebraten seit Jahren erprobten Methode anfertigte (Fixierung in Ueberosmiumsäure und Färbung mit Rosanilin, Aufbewahrung in Kaliumacetatlösung), „daß die herrschende Auffassung der Botaniker von der Organisation der fraglichen Spermien der Hauptsache nach ganz unrichtig sein muß“. „Der von Guignard als protoplasmatischer Zellkörper aufgefaßte, verhältnismäßig große birnförmige Körper stellt offenbar den Kern dar, welcher nur von einem äußerst dünnen Plasmamantel umgeben ist; man kann diesen dünnen Plasmabelag nur durch Färbung als ein dicht anliegendes Häutchen nachweisen. Der birnförmige Körper stellt den Kopf des Spermiums dar, entspricht somit dieser Partie der Tierspermien.“



In dieser Beziehung stimmt also die Meinung von Retzius mit derjenigen von Strasburger und Behrens völlig überein.

„Der von Guignard und den späteren Forschern beschriebene kleine runde Kern“, fährt Retzius weiter fort, „liegt nicht, wie sie glauben, in dem birnförmigen Körper, sondern auswendig an dessen Seite und gehört zum Plasmamantel. Er ist auch nicht ein rundes, zusammenhängendes Körperchen, hat nicht die Gestalt und das Aussehen eines Zellkerns, sondern besteht aus abgesonderten, voneinander getrennten runden Körnchen.“ Retzius findet, daß diese Körnchen der Regel nach zu vieren vorhanden sind (Textfig. 2). Sie ähneln, wie er sagt, in ganz auffallender Weise den Gebilden, welche er bei den Spermien der niederen Tiere, vor

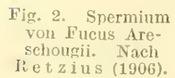


Fig. 2. Spermium von Fucus Areschougii. Nach Retzius (1906).

allem der Würmer und vieler Molluscen, gefunden und als Nebenkernorgan beschrieben hat.

Ich selbst hatte vor einer Reihe von Jahren (1910) auf Helgoland versucht, das Verhalten des von Retzius als ,,Nebenkernorgan" erkannten Gebildes im befruchteten Fucusei zu studieren. Meine damaligen Untersuchungen führten jedoch zu keinem Resultat. Daß es sich aber bei dem von Guignard als Kern beschriebenen Körper in der Tat um ein plastosomatisches ,,Nebenkernorgan" oder um ein Plastomer handelt, hatte ich leicht feststellen können und war daher überrascht, daß Kylin neuerdings in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft mitteilt, er habe ein solches ,,Nebenkernorgan" nicht auffinden können.

Kylin (1916) ist hinsichtlich des Baues der Fucusspermien zu einer Auffassung gekommen, welche mit derjenigen von Guignard im wesentlichen übereinstimmt. Nach Kylin scheint es bisweilen schon bei Untersuchung der lebenden Spermatozoiden, als ob ihr Körper ,,zwei Substanzen enthielte, die sich in bezug auf ihre Lichtbrechungsverhältnisse unterscheiden". ,,Die eine nimmt die zentralen Teile ein, die andere umschließt diese Teile nebst dem Chromatophor als eine dünne Schicht, und bildet außerdem den zugespitzten Teil des Spermatozoidenkörpers." Erstere erweist sich nach Kylin an fixiertem und gefärbtem Material als der ,,sehr inhaltsarme" Kern, welcher nur einige Körnchen enthält, die sich mit Eisenhaematoxylin schwarz färben (Textfig. 3). ,,Er ist mit einer dünnen Plasmaschicht umgeben, die sich mit Eisenhaematoxylin stark färbt. Die schnabelförmige Verlängerung des Spermatozoids besteht aus Protoplasma. Im Protoplasma eingebettet liegt der Chromatophor, der sich mit Eisenhaematoxylin intensiv schwarz färbt, viel stärker als das Protoplasma . . . Der Kern stellt dem Volumen nach die Hauptmasse des Spermatozoids dar." Von einem Nebenkernorgan hat Kylin auch bei Anwendung der Retziusschen Untersuchungsmethode nichts wahrgenommen. Er kann sich bei Betrachtung der von Retzius gegebenen Abbildungen des Gedankens nicht ganz erwehren, daß das Nebenkernorgan der Spermatozoiden der Fucaceen Ueberbleibsel von Fucosankörnchen und Fetttröpfchen



Fig. 3. Spermium von Fucus serratus. Nach Kylin (1916).

darstelle, wie sie in den reifen Spermatozoiden-Mutterzellen in der Nähe des Chromatophors liegen („also gerade da, wo Retzius das Nebenkernorgan gefunden hat").

„Mehrmals", sagt Kylin, „habe ich beobachten können, daß die nach der Methode von Retzius behandelten Spermatozoiden in ihrer Plasmaschicht keine Körnchen enthalten. Bisweilen scheint es aber, als ob in der Plasmaschicht, die den Chromatophor umgibt, einige Körnchen vorhanden wären. Es ist aber immer eine sehr schwierige Aufgabe, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Körnchen wirklich innerhalb der Plasmaschicht liegen, oder ob sie nur außerhalb dieser Schicht angeheftet sitzen. Soviel scheint mir aber jedenfalls sicher, daß diese Körnchen keinen notwendigen Bestandteil des Spermatozoids darstellen und deshalb auch nicht als ein Nebenkernorgan zu bezeichnen sind, das mit den Nebenkernorganen der Spermien der niederen Tiere vergleichbar wäre."

„Für den Fall, daß Körnchen in der Plasmaschicht der Spermatozoiden wirklich vorkommen können, möchte ich nur darauf hinweisen, daß Fucosankörnchen für die Zellen der Fucaceen durchaus charakteristisch sind, und daß es mir gar nicht ausgeschlossen zu sein scheint, daß solche Körnchen auch in den Spermatozoiden bisweilen vorhanden sein können."

Indem ich nunmehr dazu übergehe, meine eigenen Beobachtungen über den Bau der Fucusspermien zu beschreiben, will ich an ihnen ein zugespitztes vorderes und dickeres hinteres Ende und eine dorsale und ventrale Seite unterscheiden, wie es Behrens schon 1886 getan hat; und zwar bezeichne ich diejenige Seite, auf welcher der Chromatophor liegt, mit Behrens als ventrale; es ist dies dieselbe Seite, an welcher etwa an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel, die beiden Cilien inseriert sind; näheres darüber s. unten.

Ein Vergleich der seitlichen mit den Rücken- oder Bauchansichten (z. B. Fig. 8) zeigt, daß das birnförmige Spermium von dorsal nach ventral etwas abgeplattet ist.

Um nun die Frage zu entscheiden, was am Fucusspermium „Kern ist und was Protoplasma", genügt es, lebende Spermien mit Methylgrün-Essigsäure oder Schneiderschem Essigkarmin zu versetzen. Man konstatiert alsdann sofort, daß bei weitem die Hauptmasse des birnförmigen Spermiums einschließlich der gesamten

„schnabelförmigen Verlängerung“ sich intensiv grün bzw. rot färbt; es kann demnach kein Zweifel darüber sein, daß sie, wie Strasburger, Behrens und Retzius angeben, aus Kernsubstanz besteht.

Für ein genaueres Studium der Fucusspermien habe ich mein altes 1910 auf Helgoland gesammeltes Material von befruchteten Eiern von Fucus serratus benutzt. Die Eier, denen nicht eingedrungene Spermien in großer Zahl anhingen, waren kurz nach der Befruchtung mit Altmannschem Gemisch fixiert worden.

An diesem Material habe ich mir zunächst Einblick in die Form, welche dem Kernanteil des Fucusspermiums zukommt, dadurch verschafft, daß ich Schnitte davon mit Haemalaun nach P. Mayer überfärbte und mit $1^0/_0$iger Alaunlösung differenzierte (Fig. 1—12). Es ergab sich, daß der Körper des birnförmigen Spermiums aus Kernsubstanz besteht mit Ausnahme des ventralen oder des ventralen und seitlichen Teils des verdickten Endes, welcher aus Cytoplasma gebildet wird, oder mit Ausnahme einer großen beulenförmigen Vertiefung, welche in das verdickte Ende der Birne von ventral oder von ventral und der Seite (meistens von ventral und rechts) mehr oder weniger tief eindringt und von Cytoplasma erfüllt ist. Betrachtet man den Kern im optischen Längsschnitt, so erscheint er in den meisten Fällen in der Ansicht von links S-förmig, in der Ansicht von rechts umgekehrt S-förmig gebogen (Fig. 1—6).

Innerhalb des Cytoplasmas nimmt man an den mit Haemalaun gefärbten Präparaten von konstanten Einschlüssen nur den Chromatophor wahr, welcher durch die Osmiumsäure geschwärzt worden ist und eine konvex-konkave rundliche Scheibe darstellt, deren Ränder mehr oder weniger zugeschärft sind. Diese Scheibe bedingt an der Seite, an welcher sie liegt, einen Vorsprung und stößt meistens mit ihrem vorderen Rand an den Kern an.

Außerdem bemerkt man hier nicht selten ein oder auch mehrere durch Osmiumsäure geschwärzte Kügelchen von verschiedener Größe, welche entweder Fucosanblasen oder Fetttröpfchen, jedenfalls also metaplasmatischer Natur sind.

Mitunter (Fig. 6) sieht man derartige geschwärzte Kügelchen auch an anderen Stellen dem Spermium außen anhaften, mit dem sie durch Cytoplasma verbunden sind. Letzerer Umstand ist ein Hinweis darauf, daß der Kern des Fucusspermiums, wie auch Strasburger, Behrens und Retzius annehmen, an

seiner ganzen Oberfläche noch von einem dünnen Plasmamantel umhüllt ist.

Färbt man nun die Präparate, welche mit Altmannschem Gemisch fixiert sind, mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann (Fig. 13—25), so kann man sich leicht von der Existenz eines leuchtend rot tingierten Nebenkernorgans oder Plastomers bei den Fucusspermien überzeugen. Es ist dasselbe Gebilde, welches Guignard zuerst als Kern beschrieben, Retzius aber in seiner Bedeutung richtig erkannt hat. Dieses Plastomer liegt jedoch nicht, wie Retzius schreibt, „auswendig" an der Seite des birnförmigen Körpers, sondern es ist in diesen aufgenommen, und zwar hat es seinen Platz in dem Cytoplasma, welches den ventralen (ventralen und seitlichen) Teil des verdickten Spermienendes bildet, oder in dem Cytoplasma, welches die grubige Vertiefung des Spermienkopfes ausfüllt (man vergleiche besonders das Querschnittsbild Fig. 25).

Nach Retzius besteht das Nebenkernorgan ferner bei Fucus Areschougii aus abgesonderten, voneinander getrennten runden Körnchen, welche der Regel nach zu vieren, zuweilen auch zu fünfen, vorhanden sind. Bei Fucus serratus ist es dagegen nach meinen Beobachtungen in zahlreichen Fällen ein einziges Körperchen (Fig. 13—15), so daß man versteht, wie Guignard und Kylin es als Kern auffassen konnten; sehr häufig aber setzt es sich aus zwei, drei, vier, selten aus mehr als vier Teilen zusammen, welche unter sich noch wieder verschieden groß sein können (Fig. 16—25).

In bezug auf das Volumen des Plastomers bzw. auf das Gesamtvolumen seiner Teile scheinen nicht unerhebliche Verschiedenheiten zu bestehen. Wenn Kylin aber angibt, daß dieses Gebilde (der „Kern", Kylin) die „Hauptmasse des Spermatozoids ausmacht", so liegt hier in jedem Fall eine irrtümliche Schätzung vor.

Falls nur ein einziges derartiges Körperchen vorhanden ist, so hat dieses meistens annähernd eine kugelige Form. Besteht aber das Plastomer aus mehreren Teilen, so können diese außer in der Gestalt von Körnern in derjenigen von Scheiben, zuweilen auch von Stäben auftreten.

Retzius hat beschrieben, daß bei den Spermien von Fucus Areschougii die hier vorkommenden vier Körnchen „in einem regelrechten Viereck" liegen. Sind dagegen bei Fucus serratus (und vesiculosus) vier verschiedene Teile vorhanden (Fig. 22, 23, 25), so zeigen

diese, wie ich finde, keine bestimmte Lagerung zueinander; die Möglichkeit, daß sie sich infolge der Behandlung verschoben hätten, erscheint bei meinen Präparaten ausgeschlossen.

An den Körnern und besonders an den Scheiben nimmt man meistens eine stärker gefärbte äußere Partie und eine hellere Mitte wahr, so daß ich eine Zeitlang geglaubt habe, daß es sich um Ringe handelt. Es ist wohl dasselbe Aussehen, welches Retzius im Auge hat, indem er sagt, daß eigentlich nur der „Plasmaüberzug" (?) der Körnchen die Rosanilinfärbung annimmt, „während ihr Inneres mehr glänzend und weniger gefärbt erscheint".

Von den beiden Geißeln des Fucusspermiums ist bekannt, daß sie in entgegengesetzter Richtung vom Körper des Spermiums abgehen und daß die vordere kürzere sehr schnell schwingt, während die hintere längere nachgeschleppt wird; die vordere mißt nach Retzius etwa zwei Kopflängen, die hintere ist mitunter zweimal so lang als die vordere.

Dagegen konnte die Art und Weise ihrer Befestigung am Spermienkörper bisher noch nicht völlig aufgeklärt werden.

Nach Thuret entspringt die vordere der beiden Geißeln, wie ich oben bereits mitgeteilt habe, von dem Hals des nach dem französischen Autor flaschenförmigen Spermiums, die hintere von dem Chromatophor.

Ebenfalls Strasburger (1884 S. 391) sagt, daß die vordere Cilie an dem vorderen Ende, die hintere an der Seite des Spermatozoidenkörpers inseriert und daß an der Insertionsstelle der letzteren der „rotbraune Punkt" gelegen sei. In seiner erwähnten Arbeit über Kernteilung und Befruchtung bei Fucus (1897) sowie in späteren Auflagen des botanischen Practicums (IV. Aufl., 1902 S. 445) beschränkt er sich dagegen auf die Bemerkung, daß die beiden Cilien „seitlich" befestigt seien.

Nach Guignard (1889 S. 143) kann man erkennen, wenn man reife Spermien mit Osmiumsäure fixiert und mit Haematoxylin färbt, daß die beiden Geißeln über dem Chromatophor durch einen Protoplasmafaden von außerordentlicher Zartheit zusammenhängen. Beim ersten Anblick könnte man glauben, daß die vordere Geißel, welche an der Basis verdickt ist, ganz nahe am Chromatophor inseriert, ohne ihn zu erreichen; aber eine intensive Färbung zeigt nach Guignard, daß in Wirklichkeit eine Kontinuität zwischen den beiden Cilien besteht. Die vordere sitzt dem Spermienkörper

auf einer gewissen Strecke, entsprechend ihrem dicksten basalen Teil, an; die hintere dagegen entspringt direkt vom Chromatophor, in dem Winkel, welchen der letztere mit dem ,,Protoplasma" (Guignard) bildet.

Oltmanns (1905, I S. 522) gibt an, daß bei den Spermatozoiden der Phaeophyceen beide Geißeln vom Augenfleck ausgehen.

Retzius (1906) bezeichnet die Geißeln als ,,Fadenstücke" und sagt, daß ihre Befestigung besonders an einer Stelle des Kopfes, welche etwa an der Grenze des vorderen und mittleren Drittels seiner Länge liegt, sehr stark sei, so daß sie bei der Ablösung vom Kopfe gewöhnlich noch an dieser Stelle festhaften. ,,In der Nähe dieser Stelle liegt das rotgelbe Körperchen; sie scheinen jedoch nicht direkt mit diesem fest zusammenzuhängen; ich sah nämlich in verschiedenen Fällen dies Körperchen von den Fadenstücken abgelöst und an einer anderen Stelle des Spermienkopfes liegen. Auch hängen die Fadenstücke mit dem oben beschriebenen Körnchenorgan nicht direkt zusammen, obwohl diese Körnchen in der Regel in der Nähe der Fäden liegen." Dagegen schien es Retzius oft, ,,als ob sie einigermaßen untereinander an ihren Ausgangspunkten zusammenhängen und der eine in den anderen überginge". ,,Dies ist besonders an solchen Exemplaren von Spermien, wo die Kerne (Köpfe) von den Fäden mehr oder weniger abgelöst sind, augenscheinlich." Retzius will aber diese Frage vorläufig nicht definitiv entscheiden.

Kylin (1916 S. 197) erklärt ebenso wie Guignard und Oltmanns, daß beide Geißeln am Augenfleck befestigt seien.

Meine eigenen Untersuchungen haben mir nun aber gezeigt, daß die letztere Annahme unzutreffend ist. Beide Geißeln entspringen nicht am Augenfleck oder Chromatophor, sondern auf der ventralen Seite des Spermiums am Kopf an einer Stelle, welche zwischen vorderem und mittlerem Drittel gelegen ist.

In Seitenansichten der Spermien hat es den Anschein, als wenn sie beide von einem in der Längsrichtung des Spermiums gelagerten Stäbchen ausgingen, welches sich an den mit Altmannschem Gemisch fixierten Spermien durch Fuchsin-Pikrinsäure rot färben läßt. Betrachtet man jedoch das Ursprungsgebilde in Bauchansicht, so kann man in vielen Fällen konstatieren, daß es sich um zwei

einander parallel liegende Stäbchen handelt, welche jedes einem Faden zum Ansatz dienen (Fig 17, 24). Der eine Faden, welcher nach vorn gerichtet ist, entspringt vom vorderen Ende des einen, der andere nach hinten ziehende vom hintern Ende des anderen Stäbchens. Beide Stäbchen sind mit dem Kopf verlötet.

Es ist also nicht zutreffend, daß ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen den beiden Geißeln besteht, wie Guignard und Retzius anzunehmen geneigt sind.

Der nach hinten ziehende Faden läuft über die Mitte des Chromatophors hinweg; es hat den Anschein, als ob er auf diesem Verlauf an dem Chromatophor befestigt wäre.

Die beiden Stäbchen, welche den Geißeln zum Ursprung dienen, stellen zweifellos Centriolen dar (s. unten); es sind ebensolche Gebilde, wie sie Strasburger 1897 in Keimlingen von Fucus als „Centrosomen" beschrieben hat.

III. Die Spermiogenese von Fucus vesiculosus.

Der erste Versuch, die Entwicklung der Fucusspermien genauer zu studieren, wurde von Behrens (1886) unternommen.

So wenig dieser Autor speziell über die Umwandlung der spermatogenen Zelle in das Spermium zu sagen weiß, so haben doch die folgenden Untersucher, Guignard (1889), Strasburger (1897, 1) und Kylin (1916), in dieser Beziehung kaum irgendwelche neuen und zugleich richtigen Beobachtungen mitzuteilen vermocht.

Behrens beschreibt, daß der Kern der Antheridium-Mutterzelle sich teilt, bis 64 Kerne vorhanden sind. Im Protoplasma der Mutterzelle sind kleine scheibenförmige Chromatophoren verstreut, die sich, wie schon Schmitz angibt, auf die Zahl der vorhandenen Kerne vermehren, so daß jedem Kern einer oder seltener zwei der nur schwach gefärbten Chromatophoren entsprechen. Im Verlauf der Spermatozoiden-Entwicklung sieht man diese Chromatophoren, deren Farbe eine gelbliche geworden ist, sich den Kernen dichter auflagern und zwischen den Kernen eine hyaline Substanz (wässerige Flüssigkeit?) auftreten. Daraus ergibt sich für die Zusammensetzung der Spermatozoiden, daß jedes derselben einen (an Chromatinsubstanz reichen) Kern enthält, der seine Hauptmasse bildet; und daß der gelbe Fleck, der an den Spermatozoiden von Fucus auftritt, einem verfärbten Chromatophor entspricht, wie Schmitz schon

vermutet hat. Die Cilien, welche die Spermatozoiden im Schwärmstadium besitzen, sind, solange sie im Antheridium eingeschlossen sind, noch nicht zu sehen. Sie gehen aus dem Plasmamantel hervor, welcher den Kern umgibt. Das Spermatozoid der Fucaceen ist somit einer vollständigen nackten Zelle gleichwertig.

Nach Guignard (1889) enthält das Protoplasma der Antheridium-Mutterzelle neben kleineren Granulationen farblose, stark lichtbrechende Körper von wechselnder Form und Größe. Diese, die von Schmitz und Behrens beschriebenen Chromatophoren, haben auf dem 8-Kernstadium an Zahl zugenommen, sind aber ungefärbt geblieben. Auf dem 16-Kernstadium bemerkt man daneben im Protoplasma noch gelbe Körner von derselben Färbung, wie sie später der gelbe oder Augenfleck zeigt.

Nachdem das Stadium der 64 Kerne erreicht ist, beginnt die Bildung des Spermiums damit, daß Trennungslinien auftreten, welche das Protoplasma in ebensoviele Abteile zerlegen, als Kerne vorhanden sind. In Berührung mit einem jeden der letzteren bemerkt man alsbald einen stark lichtbrechenden und ganz am Anfang farblosen Chromatophor, welcher sich zum gelben Fleck des Spermiums entwickelt. Andere Kügelchen von demselben oder verschiedenen Volumen bleiben im Protoplasma isoliert liegen. Die oben erwähnten protoplasmatischen Trennungslinien kann man zuweilen noch einige Zeit nach dem Auftreten des gelben Flecks beobachten; sie sind aber immer außerordentlich zart und um so schwieriger wahrzunehmen, als sie im ganzen doch nur eine sehr vorübergehende Existenz besitzen. Gleichzeitig mit der Bildung derselben wird die sehr feinkörnige Grundsubstanz des Protoplasmas der Antheridium-Mutterzelle um jeden der Kerne verteilt. Die gelben oder orangefarbenen Kügelchen, die zuerst im Protoplasma verstreut waren, liegen zwischen den sich entwickelnden Spermien; sie bleiben häufig bis zu dem Augenblick sichtbar, wo die Spermien in Freiheit gesetzt werden.

Sucht man nun in Erfahrung zu bringen, wie sich die übrigen Teile des Spermiums vom Auftreten des gelben Flecks an, bilden, so kann man feststellen, daß das Protoplasma eines jeden der Abteile, von denen die Rede gewesen ist, den Kern auf allen Seiten umgibt und gleichzeitig den gelben Fleck mit einer außerordentlich dünnen und kaum wahrnehmbaren Lage bedeckt. Der Kern liegt exzentrisch;

an der Peripherie des Protoplasmas nimmt man (Textfig. 4) eine mehr feinkörnige Zone wahr, auf deren Kosten die beiden Cilien entstehen. Diese gehen beide von dem gelben Fleck, aber in entgegengesetzter Richtung, aus; die eine, die zukünftige vordere umkreist den Zelleib einmal, die andere dagegen zweimal und wird daher doppelt so lang sein.

Das ausschlüpfende Spermium richtet seine beiden Cilien gerade; sein vorderes Körperende zieht sich in eine schwache Spitze aus.

Strasburger (1897) gibt von der Spermienbildung bei Fucus eine kurze Darstellung, welche mit derjenigen von Behrens übereinstimmt. „Wie aus früheren Untersuchungen hinlänglich bekannt ist", sagt er, „wird die Vermehrung der Kerne in den Antheridien von Fucus auch von einer Vermehrung der Chromatophoren begleitet, deren Färbung in frischem Zustande aber immer schwächer wird, und die damit immer schwieriger zu unterscheiden sind. Endlich gruppieren sich Zellkerne und Chromatophoren paarweise im Antheridium und erhält jedes Spermatozoid bei seiner Abgrenzung einen oder selten zwei Chromatophoren. Der Kern bildet die Hauptmasse des Spermatozoids. Dieser Kern wird von einem Plasmamantel umhüllt, in welchem der Chromatophor liegt. Außerdem ist das Spermatozoid an seiner Peripherie mit . . . den beiden seitlich inserierten Cilien versehen . . . ."

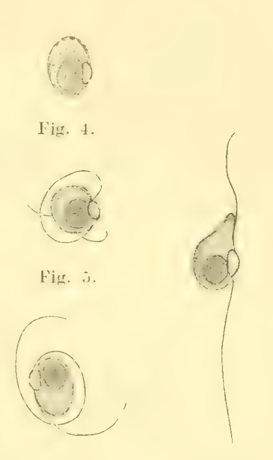


Fig. 4—7. Entwicklung der Spermien von Fucus serratus. Nach Guignard (1889).

Kylin (1916) hat teils lebendes, teils fixiertes Material von Fucus serratus untersucht. An ersterem vermochte er der Hauptsache nach folgendes feststellen. Das wabig gebaute Protoplasma der Antheridium-Mutterzelle schließt außer einigen schwach gelbgrünen Chromatophoren, welche sich in der Nähe des Kerns befinden, einige stark lichtbrechende Körperchen ein. Die mikrochemische Untersuchung ergibt, daß einige dieser Körperchen Fucosanblasen darstellen, andere dagegen Fetttröpfchen sind.

Im 2- und 4-Kernstadium kann man noch die schwach gefärbten Chromatophoren beobachten, im 8-Kernstadium treten sie aber nur

selten hervor. Sie haben nunmehr ihre Farbe verloren und sind als Leucoplasten vorhanden. Im 64-Kernstadium werden sie wieder gefärbt, und treten dann zuerst als sehr kleine Körnchen auf, deren Farbe anfangs schwach gelblich, bisweilen mit einem Stich ins Gelbgrün, ist. Die Farbe wird aber bald stärker und geht ins Orangegelb bis Orange über. Die Zahl der Chromatophoren hat sich gleichzeitig mit derjenigen der Kerne vergrößert; ebenso auch die Zahl der Fucosanblasen und Fetttröpfchen.

Im 64-Kernstadium beobachtet man nun, daß ein Kern und ein Chromatophor sich zusammenpaaren. Die Chromatophoren wachsen und bilden schließlich runde bis schwach ovale Scheiben, die auf der dem Kern zugekehrten Seite konkav sind. Sie sind jetzt stark orangefarbig und stellen den sogenannten Augenfleck des Spermatozoids dar. Ferner werden die Kerne mit einem eigentümlichen Ring umgeben; im Zusammenhang damit steht das Verschwinden der Wabenstruktur des Protoplasmas. Der Ring, der je nach der Einstellung der Mikrometerschraube dunkler oder heller als der Kern erscheint, sieht vollkommen homogen aus, und zwar stellt er das Protoplasma des künftigen Spermatozoids dar, welches sich um den Kern herum zu differenzieren beginnt.

Die aus dem Antheridium ausschlüpfenden Spermatozoiden sind nach Kylin von einer dünnen Plasmamembran umgeben, welche außer dem Spermatozoid auch einige Ueberbleibsel von Fucosanblasen und Fetttröpfchen einschließt, die in unmittelbarer Nähe des Chromatophors liegen und als stark lichtbrechende Körnchen erscheinen. Die Plasmamembran wird durchbrochen und das Spermatozoid wird frei; die kleineren Körnchen können aber an ihm sitzen bleiben, und werden erst allmählich durch die Bewegungen entfernt.

Um die Einzelheiten in der Entwicklung der Spermatozoiden noch weiter zu verfolgen, hat Kylin Präparate benutzt, welche mit der schwächeren Flemmingschen Mischung fixiert, mit Eisenhaematoxylin gefärbt und zum Teil mit Lichtgrün oder Eosin nachgefärbt waren.

Es zeigte sich, daß, nachdem die Zahl der Kerne im Antheridium sich auf 32 vermehrt hat, Plasmamembranen zwischen den Kernen aufzutreten beginnen (vgl. auch Yamanouchi 1909).

In den Spermatozoid-Mutterzellen wird der Kern im Lauf der Entwicklung immer ärmer an Chromatin; derjenige des reifen Sper-

miums enthält nur einige vereinzelte Chromatinkörnchen. Gleichzeitig beginnt sich eine besondere Protoplasmaschicht um den Kern herum auszubilden. „Diese Schicht färbt sich mit Eisenhaematoxylin sehr stark, und in den Präparaten scheint es, als ob der Kern mit einem besonderen Ring umgeben wäre." „Die Chromatophoren treten jetzt in den mit Eisenhaematoxylin gefärbten Präparaten als schwarze Pünktchen hervor."

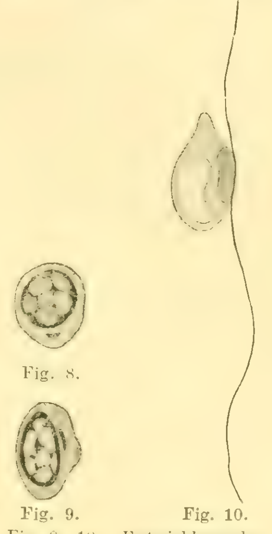


Fig. 8—10. Entwicklung der Spermien von Fucus serratus. Nach Kylin (1916).

„Der Kern liegt anfangs in der Mitte der Spermatozoiden-Mutterzelle, wird aber bald seitlich verschoben, wodurch die Hauptmasse des Plasmas an einer Stelle angesammelt wird. In dieser Plasmaansammlung bildet sich der Chromatophor aus. Er liegt zuerst frei in dieser Plasmaansammlung, nähert sich aber bald dem Kern und wird schließlich in die Plasmaschicht eingebettet, welche sich um den Kern bildet. Der Kern ist anfangs rund, nimmt aber nach und nach eine ovale bis schwach eiförmige Gestalt an, und mit dieser Formänderung des Kerns ist auch die Form des künftigen Spermatozoids gegeben, das noch immer in seiner Mutterzelle eingeschlossen liegt."

Ich selbst habe mich auf Untersuchung derjenigen Vorgänge beschränkt, welche die Bildung des Spermiums aus seiner Mutterzelle begleiten, wobei ich als Objekt Fucus vesiculosus benutzt habe.

Die Methode, welche sich mir am brauchbarsten erwiesen hat, bestand in einer Fixierung der in geeigneter Weise zerschnittenen männlichen Konzeptakel mit Altmannschem Gemisch und Färbung der 4 μ dicken Schnitte mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann.

Die spermatogenen Zellen, welche durch wiederholte Teilung der Antheridium-Mutterzelle entstanden sind (Fig. 26, 27), besitzen einen zentral gelegenen Kern und ein Cytoplasma, welches meistens einer gradlinigen Abgrenzung entbehrt; es scheint aus einer Anzahl kleiner Bläschen zu bestehen, welche mit eigener Wandung aus-

gestattet sind; dazwischen liegen, meist dicht an der Oberfläche des Kerns, stark rot gefärbte Körnchen, Plastochondrien, von verschiedener Größe.

Die Plastochondrien häufen sich nun im Beginn der Entwicklung an einer Stelle der Kernoberfläche zusammen (Fig. 28); ebendort sammeln sich gewöhnlich auch die Plasmabläschen, so daß sie den Kern nur noch teilweise umgeben.

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 29) bemerkt man neben dem Plastochondrienhaufen an einer Stelle der Kernoberfläche zwei kleine dicht beieinanderliegende, meist etwas schwächer rot als die Plastochondrien gefärbte Körnchen; von jedem derselben ist ein feiner Geißelfaden ausgewachsen. Auf Grund dessen, was wir über die Bildung der Schwanzfäden tierischer Spermien wissen (s. unten), kann es keinem Zweifel unterliegen, daß es sich bei diesen Körnchen um Centriolen (nicht um Centrosomen!) handelt. Beide Geißelfäden ziehen in derselben Richtung um die Zelle herum. Sie wachsen offenbar bei Fucus ebenso wie bei Tieren (vgl. Meves 1899, 1) sehr rasch bis nahe zu ihrer definitiven Länge heran, wobei sie sich infolge der engen Aneinanderlagerung der spermatogenen Zellen auf der Oberfläche derselben mehr oder weniger dicht aufwickeln müssen. In meinen Figuren sind überall nur die Anfänge der Cilien (soweit sie verfolgbar waren) abgebildet.

Auf dem Stadium, auf welchem die Centriolen zuerst sichtbar werden, läßt der Kern in der Regel bereits eine leichte Abplattung erkennen (Fig. 30, Kantenansicht). Diese wird in der Folge rasch stärker, so daß eine Scheibenform des Kerns resultiert (Fig. 32, 34). Der Plastochondrienhaufen und die beiden Centriolen kommen dabei auf einer und derselben Fläche der Kernscheibe zu liegen; und zwar die Centriolen an einer Stelle am Rand, wo sie an der Kernoberfläche fixiert zu sein scheinen, der Plastochondrienhaufen an der entgegengesetzten Seite nahe dem Rand (Fig. 31, 33). Von den beiden Centriolen liegt das eine dem Mittelpunkt der Kernscheibe näher, das andere weiter davon entfernt. Ihre Fixierungsstelle an der Kernoberfläche bezeichnet das vordere Ende, ihre Verbindungslinie wenigstens annähernd die Längsachse der sich entwickelnden Samenzelle.

Zwischen oder neben den zusammengehäuften Plastochondrien tritt nunmehr der junge Chromatophor als ein durch die Osmiumsäure grau oder schwarz gefärbtes rundliches Plättchen in die Er-

scheinung, welches in Fig. 31 von der Kante, in Fig. 33 und 35 von der Fläche gesehen wird. Dieser Chromatophor läßt sich nicht von einem vorhandenen ableiten, sondern entsteht wahrscheinlich durch Umwandlung aus einem der Plastochondrien. Die übrigen Plastochondrien verschmelzen entweder zu einem einzigen größeren Körper oder zu mehreren kleineren. Das aus dieser Verschmelzung resultierende Gebilde, das Plastomer und der heranwachsende Chromatophor teilen sich in den Platz auf der Kernscheibe hinter den beiden Centriolen (bzw. in den Figuren, unterhalb der Centriolen) in der Weise, daß im Aufblick auf die Kernscheibe das Plastomer links, der Chromatophor rechts gelegen ist (Fig. 33, 35 u. f.).

Sämtliche Flächenansichten sich anschließender Stadien, die ich abgebildet habe, betreffen dieselbe mit Chromatophor und Plastomer bedeckte Seite des Kerns; der Rand, an welchem die Centriolen liegen, befindet sich in den Figuren stets oben. Die Bezeichnungen rechts und links, oben und unten, welche ich im folgenden bei der Beschreibung solcher Ansichten gebrauche, können daher wohl kaum zu Mißverständnissen Anlaß geben.

Die Chromatophorenplatte formt sich, indem sie größer wird, zu einer nach rechts offenen Halbröhre um, deren Längsachse der Verbindungslinie der beiden Centriolen parallel läuft, oder zu einer in gleicher Richtung sich erstreckenden Rinne, deren beide Hälften unter einem nach rechts offenen abgerundeten Winkel zusammenstoßen (Fig. 36 u. f.). Die eine Längshälfte der Halbröhre oder Rinne liegt der Kernoberfläche an, die andere erhebt sich beim Aufblick auf die Kernoberfläche von dieser gegen den Beschauer zu. Die erstere Hälfte wird alsdann mehr von der Fläche gesehen und erscheint daher im Mikroskop durchscheinend grau, die letztere dagegen, welche man ganz oder schräg von der Kante erblickt, erscheint schwarz gefärbt.

Das Plastomer, welches sich durch Verschmelzung der Plastochondrien gebildet hat, ist ebenso wie die eine Hälfte der Chromatophorenplatte, der Kernoberfläche angelagert. Es stellt in den meisten Fällen eine längliche Platte oder einen kurzen, breiten Stab dar (Fig. 37, 39, 40, 42). Die Längsachse des Stabes bildet mit der Verbindungslinie der beiden Centriolen einen rechten oder annähernd rechten Winkel. Das in den Figuren rechte Ende des Stabes endigt an derjenigen Chromatophorenhälfte, welche sich von der Kernoberfläche gegen den Beschauer erhebt. Häufig ist der Stab nicht gerade,

sondern etwas gebogen; der konvexe Rand ist dann nach hinten, bzw. in den Figuren nach unten gekehrt und fällt mit dem hinteren bzw. unteren Rand der Kernscheibe zusammen.

Andere Male sind aus der Masse der Plastochondrien statt eines einzigen zwei, drei oder auch vier dünnere, untereinander parallel verlaufende Stäbe hervorgegangen, welche in entsprechender Weise gelagert sind (Fig. 38, 41, 43, 44).

Daß sowohl die dem Kern zugekehrte Hälfte des Chromatophors als auch das Plastomer der Kernoberfläche fest ohne jeden Zwischenraum anliegen, erkennt man am deutlichsten an Querschnitten senkrecht zur Längsachse des sich entwickelnden Spermiums, wie ich solche in den Figuren 50—53 reproduziert habe.

Von dem Zeitpunkt an, zu welchem der Chromatophor auftritt (Fig. 31), pflegen die Bläschen, welche das Cytoplasma des Ausgangsstadiums zusammensetzen, zu verschwinden, und ist man später meistens nicht mehr imstande, an der Oberfläche des in Bildung begriffenen Spermiums von der Existenz einer cytoplasmatischen Hülle, in welcher die mitunter (Fig. 45) vorhandenen Fucosanblasen und Fetttröpfchen untergebracht sein müssen, irgend etwas wahrzunehmen.

Von den beiden Geißeln verläuft diejenige, welche von dem vorderen Centriol abgeht, im Bogen nach rechts und unten und um die Zelle herum; diejenige, welche an dem hinteren Centriol befestigt ist, zieht ebenfalls nach rechts, aber zugleich stärker nach unten und dann längs der Mittellinie der von dem Chromatophor gebildeten Rinne herunter (man vergleiche hierzu auch die Querschnittsbilder Fig. 50 bis 53 und die Kantenansicht Fig. 54). Die Centriolen erscheinen auf den späteren Stadien länglich geformt, in der Richtung der von ihnen abgehenden Geißeln.

Ueber die weiteren Veränderungen vermag ich nur noch wenig anzugeben.

Die Chromatophorenplatte wird immer größer, schiebt sich gegen Schluß der Entwicklung auf der Kernscheibe nach rechts und unten hinunter und schließlich über den Rand derselben soweit hinüber, daß sie die Möglichkeit gewinnt, die ihr am reifen Spermium zukommende Form anzunehmen (Fig. 45—49 und 53). Der in den Figuren (Flächenansichten) rechte Rand der sich entwickelnden Samenzelle wird damit zur ventralen Seite des Spermiums.

Die Teile des Plastomers lösen sich von der Kernoberfläche und streben nach Abkugelung.

Der Kern hat sich auf den vorgeschrittensten Stadien, welche in meinen Präparaten vorhanden sind, seiner definitiven Gestalt stärker genähert; die „schnabelförmige Verlängerung" desselben scheint sich aber erst mit dem Freiwerden der Spermien auszubilden. Zu diesem Zeitpunkt richtet sich wohl auch die von dem „vorderen" Centriol ausgehende Geißel nach vorn und die beiden Centriolen lagern sich nebeneinander.

Vergleicht man die Darstellung, welche ich soeben von der Entwicklung des Fucusspermiums aus seiner Mutterzelle gegeben habe, mit derjenigen der Autoren, so kommt man zu dem Resultat, daß es weder Behrens und Strasburger noch Guignard und Kylin gelungen ist, tiefer in die Vorgänge einzudringen und daß Oltmanns (1905, II S. 38) sich im Irrtum befindet, wenn er speziell von Guignard glaubt, daß dieser einen „ziemlich genauen Einblick" darin gewonnen habe. Die Tatsache, daß der Kern sich scheibenförmig abplattet, daß Plastomer und Chromatophor ihren Platz auf der Kernscheibe nehmen, der Formenwandel des Chromatophors, die Existenz der Centriolen, das Auswachsen der Cilien von den letzteren u. a. m. sind den bisherigen Untersuchern verborgen geblieben. Die meisten dieser Erscheinungen sind übrigens auch mit einer anderen als der Altmannschen Methode nach meinen bisherigen Erfahrungen schwierig festzustellen.

Andererseits sind fast alle vorliegenden Angaben, soweit sie sich auf die eigentliche Spermiogenese beziehen, mehr oder weniger irrtümlich. Es trifft nicht zu, daß sich bei der Spermienbildung Kerne und Chromatophoren zusammenpaaren, daß die Geißeln sich von dem Chromatophor aus entwickeln, daß sie sich aus dem peripheren Plasma der Mutterzellen herausdifferenzieren, daß sie anfangs den Zellkörper in entgegengesetzter Richtung umkreisen. Zu der Guignardschen Beschreibung der Cilienbildung bemerkt auch Oltmanns (1905, II S. 39), es werde „doch wohl noch einmal zu prüfen sein, ob sich nicht der Bildungsvorgang abspielt, den Belajeff für die Spermatozoiden der Characeen schildert", bei denen die Geißeln „vom Blepharoplasten her um die Spermatozoidenanlagen herumwachsen".

Guignard hat ferner wie am reifen so auch am sich ent-

wickelnden Spermium das Plastomer für den Kern, den letzteren für das Cytoplasma gehalten; er hat beim Studium seiner Präparate wohl nicht in Rechnung gestellt gehabt, daß sich das Cytoplasma dem Nachweis so früh fast völlig entziehen könnte.

Die Abbildungen, welche Kylin von sich entwickelnden Spermien gibt, vermag ich mit den von mir beobachteten weniger in Einklang zu bringen; sie müssen wohl ausschließlich jüngste Stadien betreffen, da der Chromatophor außerordentlich klein dargestellt ist. Der „eigentümliche Ring", welcher nach dem schwedischen Autor im Lauf der Entwicklung auftritt und das Protoplasma des künftigen Spermatozoids repräsentiert, dürfte in Wirklichkeit dem Kern entsprechen.

IV. Einige Stadien aus der Spermiogenese von Chara foetida.

Bau und Entwicklung der Spermien bei den Characeen haben 1894 (bzw. 1892) durch Belajeff eine vortreffliche Darstellung erfahren, in welcher auch die Literatur des Gegenstandes eingehend gewürdigt wird [1]).

Die Spermatozoiden der Characeen bestehen nach Belajeff aus einem spiralförmigen, fadenähnlichen Körper, an dessen Außenseite in einiger Entfernung vom Vorderende zwei Cilien befestigt sind.

Läßt man auf Präparate, welche mit Osmiumsäure oder Flemmingschem Gemisch fixiert sind, eine Mischung von Fuchsin und Jodgrün einwirken, so färbt sich ein vorderer Teil des Spermatozoids, welcher dünner ist als der übrige Körper desselben, stark rot. Der mittlere und zugleich der längste Teil nimmt bei der Behandlung mit der erwähnten Mischung eine blaugrüne (Jodgrün-) Farbe an. Er scheint vollkommen homogen zu sein; nur mit Mühe läßt sich an seiner inneren (Bauch-) Seite eine schmale körnige Einfassung unterscheiden, welche sich rot färbt. Bei intensiver Färbung mit Fuchsin läßt sich längs des ganzen mittleren Teiles ein äußerst dünnes Häutchen wahrnehmen, welches eine rosarote Färbung erhält. Das hintere und zugleich dickste Ende des Spermatozoiden färbt sich gleich dem Vorderende rot; diese Färbung ist jedoch weniger intensiv. Am hinteren Ende läßt sich leicht ein homo-

[1]) Die Abhandlung von Belajeff aus dem Jahre 1894 stellt die Uebersetzung einer in russischer Sprache geschriebenen Untersuchung dar, welche 1892 in den Warschauer Universitätsnachrichten erschienen ist.

gener, sich nur schwach färbender Rückenfaden und eine innere (Bauch-) Einfassung, die sich stark färbende Körnchen enthält, unterscheiden.

Auf Grund der beschriebenen färberischen Reaktionen muß man nach Belajeff zu dem Resultat kommen, daß der mittlere Teil des Spermiums aus dem Kern, der vordere und hintere Teil sowie die Cilien aus dem Plasma entstehen. Diese Auffassung wird durch das Studium der Entwicklungsgeschichte bestätigt.

Die spermatogenen Zellen der Characeen finden sich innerhalb der Antheridien in Form von Fäden vereinigt. Die Scheidewände, welche die Zellen voneinander trennen, werden von Belajeff als Querscheidewände, die Wand aber, welche die Zelle nach außen hin begrenzt, als Seitenwand bezeichnet.

Unmittelbar nach der letzten Teilung wandert der Kern aus dem Zentrum der Zelle nach der Seitenwand hin. Diejenige Seitenwand, zu welcher er sich begibt, soll die „Rückenseitenwand", die entgegengesetzte die „Bauchseitenwand" heißen. Zugleich zieht sich das Protoplasma zusammen; dabei bildet sich infolge seines Zurücktretens von der Seitenwand um den Plasmazylinder herum eine ringförmige Rinne, in welche späterhin die heranwachsenden Cilien und der Spermatozoidenkörper eintreten.

Weiterhin wird „an der Grenze zwischen Kern und Zellplasma" (S. 45 heißt es: „in geringer Entfernung vom Kern") ein kleiner Plasmahöcker sichtbar. Dieser begibt sich in die ringförmige Rinne und ist der Seitenwand der Zelle zugewandt; sein Hervortreten ist am deutlichsten von einer der flachen Seiten der spermatogenen Zelle zu verfolgen. Aus dem Höcker wachsen zwei kurze elastische Fäden hervor, die beide parallel der Seitenwand, aber in entgegengesetzter Richtung, verlaufen und in der Rinne zu liegen kommen.

Wenn wir die weiteren Entwicklungsstadien des Spermatozoiden verfolgen, so fällt uns die Lageveränderung des Höckers auf, der allmählich vom Kern zur entgegengesetzten Seite der Zelle rückt. Diese Lageveränderung vollzieht sich parallel der Seitenwand. Vom Höcker zum Kern geht ein dünner, mit Fuchsin sich intensiv rot färbender Faden, der bei seinem ferneren Wachstum den Höcker weiter schiebt. Dieser Faden befindet sich im Plasma, aus welchem bloß der die Cilien tragende Höcker in die Rinne tritt. Auf diese Weise vollzieht sich die Anlage des vorderen Spermatozoidenendes.

Zu gleicher Zeit wird auch die Bildung des hinteren Endes bemerkbar. An der der Ursprungsstelle des Höckers gegenüberliegenden Seite des Kerns erscheint im Plasma ein homogener Faden, welcher ebenfalls parallel der Seitenwand und zwar dem Vorderende des Sperma-

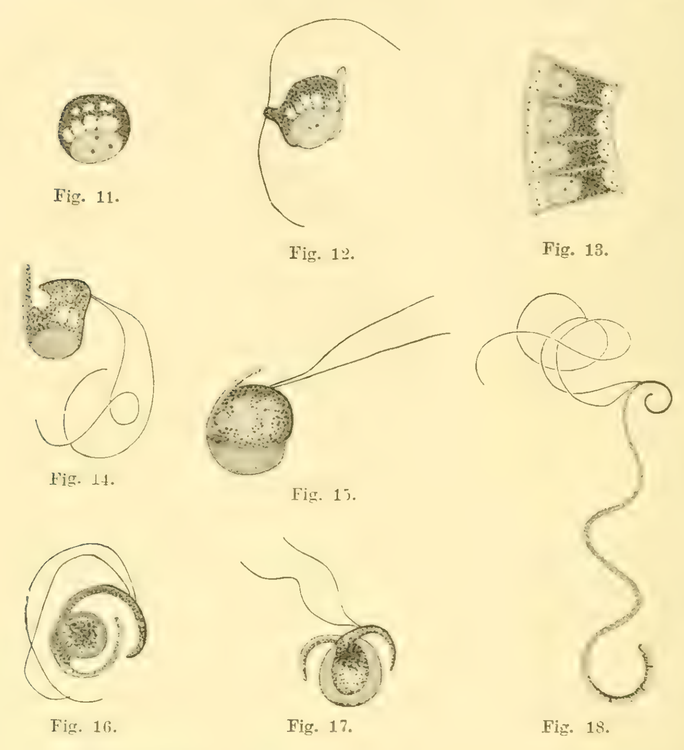


Fig. 11—18. Entwicklung der Spermien von Chara foetida. Nach Belajeff (1894). Fig. 11, 12, 14—17 spermatogene Zellen von einer flachen Seite aus betrachtet (Wand fehlt). Fig. 13 Stück eines spermatogenen Fadens, Zellen (in Kantenansicht) auf ungefähr dem gleichen Entwicklungsstadium wie in Fig. 12. Fig. 18 reifes Spermium. (Der „cilientragende Faden" ist in den Fig. 12, 14—18 bei der Reproduktion leider nicht genügend deutlich herausgekommen.)

tozoiden entgegen wächst. Dieser Faden ist bedeutend dicker als derjenige, der die Cilien trägt, dabei aber durch Fuchsin viel schwächer färbbar.

Bei seinem weiteren Wachstum teilt sich der Faden des hinteren Spermatozoidenendes an seinem der Bauchseite der Zelle zugewandten Ende von dem Plasma ab und bildet einen stäbchenförmigen Auswuchs. An diesem stäbchenförmigen Auswuchs lassen sich schon die Eigentümlichkeiten der Struktur nachweisen, welche wir am hinteren Ende des reifen Spermatozoiden beobachten: der Auswuchs ent-

hält außer einem homogenen, sich schwach färbenden Rückenfaden noch eine körnige Einfassung an seiner inneren (Bauch-) Seite.

Der die Cilien tragende Faden wächst innerhalb des Plasma weiter. So lange er die mittlere Linie an der Bauchseite der spermatogenen Zelle noch nicht erreicht hat, sind die Cilien an seinem vorderen Ende befestigt. Von diesem Zeitpunkt an bleibt die Ansatzstelle der Cilien unverändert, so daß das fernere Wachstum des Fadens zur Bildung desjenigen Teils des vorderen Spermatozoidenendes führt, welcher vor der Befestigungsstelle der Cilien liegt.

Das Ende des vorderen Fadens trifft nicht mit dem Ende des hinteren zusammen, da beide, wie aus dem optischen Längendurchschnitt der spermatogenen Zellen zu ersehen ist, nicht in einer Fläche liegen.

Der Kern beginnt sich erst zu verändern, nachdem das vordere und hintere Spermatozoidenende sich ausgebildet haben. Er bekommt dann ein homogenes Aussehen; seine Form geht aus einer mehr oder weniger runden in eine elliptische und weiter in eine halbmondförmige über, an deren zugespitzten Enden sich das vordere und hintere Spermatozoidenende befestigen. Bei weiterer Ausdehnung nimmt der Kern die Form einer Sichel an und drängt das vordere und hintere Ende des Spermatozoiden aus dem Plasma der Mutterzelle heraus. Das vordere Spermatozoidenende dehnt das die Zelle bedeckende plasmatische Häutchen aus und zieht die körnige Plasmasubstanz, welche sich in einer dichten Masse an der Basis dieses Spermatozoidenendes sammelt, nach sich.

Bei weiterem Wachstum des Spermatozoiden wird namentlich der mittlere sichelförmige Teil, der sich aus dem Kern entwickelt hat, immer dünner und länger; dabei verschwindet die diesem mittleren Teil anfangs noch anhaftende körnige Plasmaansammlung.

Der Spermatozoidenkörper besteht auf diesem Stadium der Entwicklung aus einem spiralförmigen homogenen Rückenfaden, der in seinem mittleren Teil sich durch eine Mischung von Fuchsin und Jodgrün blaugrün und an seinem vorderen und hinteren Ende rot oder rosenrot färbt und aus einer körnigen oder spongiösen Baucheinfassung, die bei Einwirkung derselben Farbstoffe ihrer ganzen Länge nach eine rosenrote Färbung erhält.

Die körnige Einfassung einer r e i f e n Spermatozoidenspirale ist am hinteren Teile des Spermatozoiden ziemlich umfangreich, an

seinem mittleren Teile kaum bemerkbar und am vorderen Ende gar nicht zu unterscheiden.

Während Belajeff für seine Untersuchung Zupfpräparate benutzte, hat Mottier (1904) Material von Chara fragilis, welches in Flemmingschem Gemisch fixiert war, nach Einbettung in Paraffin in 5 μ dicke Schnitte zerlegt und diese auf dem Objektträger mit Safranin-Gentiana-Orange nach Flemming gefärbt. Die Resultate, welche er gewonnen hat, stehen aber hinter denjenigen von Belajeff entschieden zurück. Als ein Fortschritt ist zu bezeichnen, daß die spezifische Beschaffenheit derjenigen Körner, welche den hinteren Spermienfortsatz an der inneren (konkaven oder Bauch-) Seite einfassen, stärker betont wird. Mottier sagt von ihnen (S. 250), daß sie sich stark färben, „appearing almost black in preparations otherwise well stained to bring out the remaining parts distinctly". Dagegen ist es unzutreffend, wenn Mottier angibt, daß vorderes und hinteres Ende des Spermiums sich nicht getrennt anlegen, sondern sich in Gestalt eines einzigen Fadens aus der „Plasmamembran" herausdifferenzieren und daß die Cilien am vorderen Fortsatz von Anfang an seitlich entspringen.

Die Absicht, welche ich selbst bei meiner Untersuchung verfolgte, ging wie gesagt dahin, die Lokalisation der Plastosomen an den Charaspermien festzustellen.

An den reifen Spermien vermochte ich nun aber keine Struktur aufzufinden, welche sich als plastosomatische ansprechen ließ. Anfangs habe ich daran gedacht, daß die von Belajeff und Mottier beschriebenen Cytoplasmakörner, welche den hinteren Fortsatz des Spermiums an der Bauchseite einfassen, Plastochondrien darstellen könnten; ich bin jedoch von dieser Idee sehr bald zurückgekommen, da die genannten Körner sich durch Behandlung mit Osmiumsäure oder osmiumsäurehaltigen Reagentien bräunen oder schwärzen, was Plastochondrien niemals tun.

Um über die Beteiligung der Plastosomen am Aufbau der Spermien Aufschluß zu erhalten, sind wir bei Chara wie in zahlreichen anderen Fällen auf das Studium der Entwicklungsgeschichte angewiesen. Diese behandle ich im folgenden aber nicht vollständig, sondern ich habe mir eine Anzahl Bilder, welche für die mich interessierende Frage in Betracht kommen, herausgegriffen.

Ich habe Antheridien von Chara foetida in sehr verschiedener

Weise mit den Gemischen von Flemming, Altmann, Regaud, Levi u. a. fixiert, gute Resultate aber nur durch Behandlung mit Flemmingschem Gemisch erzielt, welches ich in der von mir vorgeschlagenen Modifikation anwandte. Zur Färbung der 6 μ dicken Schnitte [1]) habe ich mich der Eisenhaematoxylinmethode bedient.

Ich beginne mit einem Stadium (Fig. 55), auf welchem der vordere und hintere Fortsatz des zukünftigen Spermiums bereits eine größere Länge erreicht haben. Der Kern zeigt an seiner Rückenfläche (mit welcher er an die Zelloberfläche getreten ist) eine von den früheren Untersuchern noch nicht bemerkte grubige Vertiefung, von deren Rand die beiden Fortsätze ihren Ursprung nehmen; häufig sind zwei solcher Gruben, eine für jeden Fortsatz, vorhanden.

Der hintere Fortsatz hat das von Belajeff und Mottier beschriebene Aussehen; die Körner, welche ihn an der Bauchseite einfassen, zeigen in meinen Präparaten eine bräunliche Färbung.

Der vordere Fortsatz wird von einem durch das Eisenhaematoxylin schwarz gefärbten Faden gebildet, welcher in zahlreichen Fällen wie in Fig. 55 frei endigt; unmittelbar neben dem freien Ende liegt an der Zelloberfläche ein gleichfalls schwarz gefärbtes kurzes Stäbchen, von dessen Enden zwei feine Cilien in entgegengesetzter Richtung ausgehen. Das Stäbchen entspricht dem von Belajeff beschriebenen „Höcker", in welchem er zunächst (1894 bzw. 1892) eine Attraktionssphäre vermutet hat. Später (1897) fand er ebensolche „cilienbildende" Körper in den spermatogenen Zellen der Farnkräuter und Schachtelhalme, verglich sie mit dem Mittelstück des Salamanderspermiums und erklärte sie 1898 ebenso wie Ikeno (1898) für Centrosomen. Tatsächlich handelt es sich aber nicht um solche, sondern um Centriolen (s. unten).

Nach Belajeff soll der „Höcker" zu dem Faden ausgewachsen sein, durch welchen er mit dem Kern verbunden ist. Da nun aber in Fig. 55 wie auch sonst vielfach zwischen dem Höcker, d. i. dem cilientragenden Centriol und dem Ende des Fadens ein Zwischenraum besteht, möchte ich glauben, daß bei Chara im Beginn der Spermiogenese zwei Centriolen vorhanden sind, wie sie bei Fucus noch im reifen Spermium existieren, und daß das eine sich auf dem

[1]) Bei der Paraffineinbettung habe ich die Antheridien in der früher (1912 S. 85) angegebenen Weise in Gelatinehülsen von rechteckigem Querschnitt gesammelt.

Stadium der Fig. 55 zu dem Faden ausgedehnt hat, während das andere, welches die Cilien trägt, noch unverändert geblieben ist. Auch bei der Spermienbildung der Tiere beobachten wir häufig, daß das eine Centriol stark in die Länge wächst, das andere aber seine Form und Größe wenigstens anfangs mehr oder weniger beibehält; man vergleiche z. B. die Beschreibung, welche v. Korff (1899) von dem Verhalten der Centriolen in der Spermiogenese von Helix pomatia gegeben hat.

Im Cytoplasma bemerkt man in Fig. 55 eine Anzahl von schlanken, meist etwas gekrümmten, an den Enden zugespitzten, durch Eisenhaematoxylin schwarz gefärbten Stäben, welche ich für Plastokonten halten möchte. In früheren Generationen der spermatogenen Zellen sind die Plastosomen in Form von feinen Körnchen und Fädchen nachweisbar.

Das nächste Entwicklungsstadium, welches ich wiedergegeben habe, Fig. 56, entspricht der hier als Textfigur 15 reproduzierten Abbildung 24 von Belajeff. Der Kern, dessen Inneres schon vorher ein homogenes Aussehen angenommen hatte, zeigt nunmehr die Form eines Halbmonds, an dessen zugespitzten Enden der vordere und hintere Spermienfortsatz befestigt sind.

Der vordere Fortsatz hat auf diesem Stadium erheblich an Länge zugenommen. Das Centriol, welches vorher (Fig. 55) am Ende des Fadens gelegen war, ist verschwunden. Die Cilien entspringen von dem Fortsatz in einiger Entfernung vom vorderen Ende. Wie dieses Verhalten sich aus dem der Fig. 55 entwickelt, habe ich durch Beobachtung nicht feststellen können. Ich möchte aber vermuten, daß das cilientragende Centriol der Fig. 55 zu einem Faden ausgewachsen ist, der eine Fortsetzung desjenigen bildet, welcher sich in Fig. 55 von dem Centriol zum Kern erstreckt, und daß die Ursprünge der Cilien dabei an der Grenze zwischen beiden Fäden liegen geblieben sind.

Durch Eisenhaematoxylin schwarz gefärbte Stäbe sind zu diesem Zeitpunkt im Cytoplasma meistens nicht mehr wahrzunehmen. Dagegen findet man nunmehr konstant Stäbe, welche das gleiche Kaliber und die gleiche Färbbarkeit haben, an der konvexen oder Rückenseite des Kerns, der sie sich fest anschmiegen, wobei ihre Längsachse mit derjenigen des Kerns einen rechten Winkel bildet. Solcher Stäbe liegen eine größere Anzahl (ca. 12—18) in einer Reihe in annähernd gleichen Abständen voneinander; sie verleihen auf diese Weise der Rückenseite des Kerns ein quergeriffeltes Aussehen.

Was die Herkunft der Stäbe anlangt, so nehme ich an, daß es sich bei ihnen um Plastokonten handelt, welche sich in die dünne Cytoplasmaschicht, die den Kern offenbar noch an seiner Rückenseite bedeckt, hineingeschoben haben. In der Zelle der Fig. 56 würden noch nicht alle Stäbe in dieser Weise Verwendung gefunden haben, da noch einige im Cytoplasma vorhanden sind.

In Fig. 57 hat der Kern sich zu einer Sichel ausgedehnt und dabei das vordere und hintere Ende des zukünftigen Spermiums aus dem Plasma herausgedrängt. Die schwarz gefärbten Stäbe sind nunmehr in allen Fällen aus dem Cytoplasma vollständig verschwunden. Diejenigen, welche die Rückenseite des Kerns besetzen, haben zwar an Länge nicht zugenommen, scheinen sich aber zu Leisten erhoben zu haben, welche in der Richtung von vorn nach hinten abgeplattet sind.

Während man in den übrigen Figuren den hinteren Fortsatz mehr oder weniger von der Kante sieht, präsentiert sich der hintere Teil desselben in Fig. 57 in Flächenansicht von der Bauchseite her. Man erkennt, daß dieser hintere Fortsatz die Form eines schmalen Bandes hat, auf dessen (ventraler) Fläche ca. vier der braun gefärbten Körner nebeneinander Platz haben.

Nachdem der aus dem Kern hervorgegangene mittlere Teil des Spermiums sich weiter gestreckt hat und länger und dünner geworden ist (Fig. 58), zeigt er eine sehr deutliche Querstreifung, welche durch ihm aufgelagerte, auf dem Querschnitt runde Reifen bedingt wird, die ihn zum größten Teil rings umfassen; es unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, daß diese Reifen aus den gekrümmten Stäben bzw. Leisten der Fig. 56 und 57 hervorgegangen sind.

Mit der fortschreitenden Verlängerung des Kerns wird die Querstreifung mehr und mehr undeutlich. In Fig. 60 sind noch Spuren davon zu erkennen; später sind auch diese geschwunden. Gleichzeitig scheint an der Oberfläche des Kerns eine ihn umhüllende dünne Mantelschicht aufzutreten, welche möglicherweise durch Zusammenfließen der Querstreifen entsteht. Vielleicht ist sie identisch mit dem „äußerst dünnen Häutchen“ von rosaroter Färbung, welches sich nach Belajeff an den reifen Spermien nach Fixierung mit Osmiumsäure und intensiver Färbung mit Fuchsin längs des ganzen mittleren Teils wahrnehmen läßt.

Schließlich sei noch bemerkt, daß der vordere Fortsatz des Spermiums in Fig. 58 in dorsoventraler Richtung abgeplattet und

dabei an den Rändern verdickt erscheint, sowie, daß der hintere Fortsatz sich in Fig. 60 (vgl. auch Fig. 58) in einen feinen Faden verlängert, von dessen Existenz die früheren Untersucher nichts gemeldet haben.

Ebenso wie die Querstreifung des Charaspermiums ist auch der Spiralfaden der Säugetierspermien meistens nur während einer verhältnismäßig kurzen Entwicklungsperiode wahrzunehmen. Den Grund für das Unkenntlichwerden des letzteren suchen verschiedene Autoren darin, daß sich zwischen seinen Windungen Kittsubstanz ablagert und gleichzeitig seine Farbaffinität sich verändert. Dieser Anschauung hat sich später (1912) auch Duesberg angeschlossen, welcher anfänglich (1907) der Meinung war, „daß das Verschwinden der Spirale dem Zusammenfließen der spiraligen Windungen zu verdanken ist". Jedoch läßt sich die entsprechende Erscheinung am Charaspermium nach meinem Dafürhalten, wie gesagt, am besten auf letztere Weise, d. h. durch Zusammenfließen der Querstreifen, erklären.

V. Ueber die mißbräuchliche Anwendung der Bezeichnung Centrosom speziell in der Botanik.

Die Körperchen, welche bei Fucus und Chara am Ausgangspunkt der auswachsenden Cilien liegen, habe ich im vorstehenden als Centriolen bezeichnet. Dazu war ich auf Grund der Uebereinstimmung berechtigt, welche zwischen ihnen und den entsprechenden Gebilden der tierischen Spermatiden besteht.

Auf botanischem Gebiet sind solche Centriolen bisher vorwiegend (jedoch nicht ausschließlich, s. unten) in den Zellen von Thallophyten aufgefunden, irrtümlicherweise aber fast allgemein als Centrosomen angesprochen worden. Sie sind jedoch mit den von Flemming 1891 in tierischen Gewebszellen entdeckten Doppelkörnchen identisch, von denen ich (1902, 1 und 2), gegenüber Boveri (1901) bewiesen habe, daß sie den Zentralkörnern oder Centriolen entsprechen, welche dieser Forscher (1888 S. 70, 1895 und 1901) im Innern der Ascariscentrosomen beschrieben hat. Die Centrosomen Boveris sind scharf abgegrenzte Plasmakugeln, in welchen die Centriolen eingeschlossen sind. Solche Centrosomen haben aber nur ein sehr beschränktes Vorkommen. Sie finden sich hauptsächlich in Ei- und Furchungszellen wie z. B. bei Ascaris; außerdem noch

in den Samenzellen einiger Tiere, z. B. in denen von Lithobius, ab und zu wohl auch noch in anderen Gewebszellen, und zwar im allgemeinen nur während der Mitose. Während der Teilungsintervalle persistieren sie höchstens in solchen Zellen, welche rasch aufeinander folgende Teilungen durchmachen, wie z. B. in den Furchungszellen; dagegen sind sie in einer völlig ruhenden Zelle überhaupt noch nicht gesehen worden.

Nur von den Centriolen, nicht aber von den Centrosomen, kann daher gelten (Meves 1902, 2, S. 48), daß sie allgemeine und dauernde Zellorgane sind.

Es ist also falsch und muß notwendig zu Mißverständnissen führen, wenn einmal die Centriolen als Centrosomen angesprochen werden und dann die gleiche Bezeichnung für die Hüllen von wahrscheinlich nur sekundärer Bedeutung verwendet wird, von denen die Centriolen besonders in sich teilenden Ei- und Furchungszellen umgeben sind.

Flemming (1891) hatte die Centriolen der tierischen Gewebszellen als Zentralkörperchen bezeichnet, was eine Uebersetzung des van Benedenschen corpuscule central ist und auch sein sollte. Boveri (1901) hat aber gezeigt, daß das corpuscule central von van Beneden das gleiche Gebilde ist, welches er selbst Centrosom genannt hat. Der von Flemming und bis 1902 auch von mir gebrauchte Terminus Zentralkörperchen läßt sich also auf die kleinsten mit Eisenhaematoxylin färbbaren Körnchen ebensowenig wie der Ausdruck Centrosom anwenden.

Von Botanikern hat meines Wissens bisher einzig und allein Strasburger meinen Ausführungen Beachtung geschenkt. In seinem botanischen Practicum (IV. Aufl., 1902) spricht er S. 609, indem er auf meine erste bezügliche Mitteilung (1902, 1) verweist, von den bei den Thallophyten vorkommenden Cytozentren als von „individualisierten ‚Centriolen', wie man diese Gebilde jetzt zu bezeichnen vorschlägt". „Die Centriolen", sagt er ebenda, „können in einer homogenen Plasmakugel, einem ‚Centrosom' eingeschlossen sein". In der mir vorliegenden siebenten Auflage (1905) des Lehrbuchs der Botanik, welches Strasburger in Gemeinschaft mit anderen herausgegeben hat, unterscheidet er ebenfalls zwischen Centriolen und Centrosomen und bemerkt, daß die (früher von ihm als Centrosomen angesprochenen) Cytocentren in den Keimlingszellen von Fucus Centriolen sind.

Koernicke hat 1904 in einem Bericht über den damaligen Stand der pflanzlichen Zellforschung die Frage nach dem Vorkommen von „Centrosomen" in den Pflanzenzellen, zum Teil auf Grund eigener Untersuchungen erörtert, hat sich aber leider darauf beschränkt, „betreffs der auf zoologischem Gebiet ventilierten Nomenklaturfrage" anmerkungsweise auf Boveris und meine Abhandlung zu verweisen.

Den übrigen botanischen Autoren ist meine bezügliche Auseinandersetzung wohl größtenteils unbekannt geblieben. Jedenfalls bezeichnen sie ausnahmslos, in Spezialarbeiten und Lehrbüchern, die in pflanzlichen Zellen vorkommenden Cytocentren als Centrosomen, trotzdem hier scharf abgegrenzte, die Centriolen umschließende „homogene Plasmakugeln" meines Wissens überhaupt noch nicht beobachtet worden sind. Fitting aber hat sogar den Ausdruck Centriolen aus der umgearbeiteten dreizehnten Auflage (1917) des Strasburgerschen Lehrbuchs wieder entfernt.

Die viel diskutierte Frage, ob bei den höher organisierten Pflanzen, den Pteridophyten und Phanerogamen, Centrosomen vorhanden sind, muß auf Grund des Gesagten offenbar dahin lauten, ob es hier Centriolen gibt.

Erstere Frage ist bekanntlich von Farmer (1895), Strasburger und seinen Mitarbeitern (1897), Koernicke (1904) u. a. verneint worden. Wer aber die Schwierigkeiten kennen gelernt hat, welche sich dem Nachweis von Centriolen in tierischen Zellen entgegenstellen können, wird die negativen Ergebnisse, welche man auf botanischem Gebiet erzielt hat, keineswegs als beweisend ansehen, selbst nicht diejenigen von Koernicke, trotzdem dieser Autor seine Objekte einer gründlichen Prüfung mit den zum Nachweis der Centriolen am besten geeigneten Methoden unterzogen hat.

Farmer, Strasburger u. a. hatten die Existenz von „Centrosomen" in den Zellen der Gefäßpflanzen schon auf Grund der multipolaren Anlage der Spindel als unwahrscheinlich bezeichnet, indem sie argumentierten, man könne sich nicht gut vorstellen, daß der Mehrzahl der Spindelpole eine Mehrzahl von „Centrosomen" entspräche und daß diese sich später zu zwei Haufen vereinigten. Diesen Einwand habe ich 1902, 2 durch meine Beobachtungen über die zweite Teilung der Spermatocyten von Paludina,

aus denen die oligopyrenen Spermien hervorgehen, aus dem Wege geräumt.

Die absprechende Kritik, welche an den bisherigen positiven Angaben über das Vorkommen von Cytocentren bei den höheren Pflanzen geübt worden ist, mag im übrigen in den meisten Fällen berechtigt sein. Sie ist es aber durchaus nicht in allen. Auf Grund der Beobachtungen von Belajeff bei Pteridophyten und denjenigen von Hirasé, Ikeno und Webber bei gewissen Gymnospermen (Ginkgo, Zamia und Cycas) ist, wie ich schon 1899, S. 468, betont habe, ein Zweifel an dem Vorkommen von Cytocentren (Centriolen) bei den höheren Pflanzen nicht möglich.

Belajeff hat 1894 (bzw. 1892) den „färbbaren Plasmahöcker" in den spermatogenen Zellen von Characeen (s. oben), welcher nach ihm zu dem das vordere Spermienende bildenden Faden auswächst, als „Attraktionssphäre" angesprochen. Die Attraktionssphäre van Benedens stellt aber nach unserer heutigen Kenntnis (vgl. Meves, 1914) eine Anhäufung von Plastochondrien im Umkreis der Centrosomen dar.

Später (1897, 1 S. 337 und 1897, 2 S. 339) fand Belajeff in den spermatogenen Zellen von Farnen und Schachtelhalmen ein „abgerundetes Körperchen", das in gleicher Weise wie der Höcker bei Chara färbbar ist und sich wie dieser zu einem im vorderen Abschnitt des Spermiums gelagerten Faden streckt, von welchem die Cilien auswachsen; er verglich es 1897, 3 S. 342 mit dem von Hermann beschriebenen „Nebenkörper" bei Salamandra, der den Schwanzfaden hervorsprossen läßt und sich zu dem sogenannten Mittelstück umwandelt, welches nach Fick (1893 S. 577) im befruchteten Axolotlei eine Plasmastrahlung um sich herum entwickelt.

Identische Gebilde wurden von Hirasé (1894), Ikeno (1897) und Webber 1897 in den spermatogenen Zellen von Gymnospermen (Ginkgo, Cycas und Zamia) beobachtet. Webber bezeichnete sie als centrosomenähnlich, war aber im übrigen der Meinung, daß sie als Organe sui generis betrachtet werden müßten, welchen er den Namen Blepharoplasten (d. h. Cilienbildner) beilegte.

Inzwischen hatte ich selbst zuerst 1896 anmerkungsweise in meiner Habilitationsschrift (S. 70) und weiter ausführlich in zwei Publikationen des Jahres 1897 gezeigt, daß bei Salamandra die erste Anlage des Schwanzfadens gleich nach Ablauf der zweiten Reifungs-

teilung von einem der beiden unmittelbar unter der Zelloberfläche gelegenen „Centralkörperchen" auswächst und daß das eine der beiden „Centralkörperchen", welches sich kolossal vergrößert, ganz, das andere zur Hälfte zur Bildung des sog. Mittelstücks verwandt wird; das Mittelstück besteht nämlich bei Salamandra aus zwei Abteilungen, einer größeren vorderen und einer viel kleineren hinteren, welche letztere mit dem von Jensen (1886) und Ballowitz (1890) beschriebenen „Endknöpfchen des Achsenfadens" identisch ist; die andere Hälfte des zweiten „Centralkörperchens" wird nach hinten verlagert und lokalisiert sich an der Grenze zwischen Hauptstück und Endstück des Schwanzes.

In demselben Band des Archivs für mikroskopische Anatomie veröffentlichte kurz darauf Hermann (1897) eine Abhandlung über denselben Gegenstand, in welcher er (irrtümlicherweise) angab, daß die Samenbildungszelle (Spermatide) nur ein einziges „Centrosom" (Hermann) besitzt; dieses sollte das Mittelstück nicht in der von mir beschriebenen Weise bilden, indem es sich durch Wachstum kolossal vergrößert, sondern indem es sich mit einer Mantelhülle umgibt.

Im Lichte der Hermannschen Arbeit erschien es dann Ikeno (1898 S. 17), der meine Mitteilungen unerwähnt ließ, „kaum mehr zweifelhaft", daß der in Rede stehende Körper in den spermatogenen Zellen der Characeen, Filicineen, Equisetaceen, Cycadeen und Ginkgoen „ein wahres Centrosom ist, und daß der cilientragende Faden als ein enorm herangewachsenes Centrosom zu deuten ist".

Dieser Auffassung von Ikeno schlossen sich Hirasé (1898) und Belajeff[1]) (1898) an, während Shaw (1898) und

---

[1]) Belajeff, welcher, wie gesagt, schon 1894 (bez. 1892) in dem „färbbaren Höcker" der Characeen eine Attraktionsphäre vermutet hatte, teilt 1898 S. 141 mit, er habe schon 1896 in einer russisch geschrieben Abhandlung „über Antherczoiden der Equisetaceen" (Protokoll der Warschauer Naturforscher-Gesellschaft, Abt. Biologie, Nr. 1) ausgesprochen, daß das fragliche Gebilde „wahrscheinlich ein Centrosom darstellt", habe aber den betreffenden Passus in der deutschen Uebersetzung (Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 15, 1897) weggelassen, weil es ihm persönlich nicht gelungen wäre, die zweifellose Anwesenheit von Centrosomen bei Pteridophyten und Phancrogamen zu erweisen und weil Strasburger und seine Mitarbeiter sich auf das entschiedenste gegen die Existenz von Centrosomen bei diesen Pflanzen ausgesprochen hätten.

Strasburger (1900) die Homologie mit dem Centrosom ebenso wie Webber in Abrede stellten. Die Diskussion über diese Frage hat sich in der Folge noch weiter fortgesetzt (Ikeno, Miyake, Escoyez u. a.).

Nach meiner heutigen Ueberzeugung ist nun aber keine der beiden eben genannten Alternativen zutreffend. Die von Webber als Blepharoplasten bezeichneten Körper sind weder Organe sui generis noch Centrosomen, sondern zweifellos Centriolen!

Daß es sich nicht um Organe sui generis, sondern um die von tierischen Zellen bekannten Cytocentren handelt, ergibt sich, wie ich schon 1899 S. 469 betont habe, daraus, daß ihr Verhalten bei der Spermiogenese mit demjenigen der Cytocentren in tierischen Spermatiden (Samenbildungszellen) eine völlige Uebereinstimmung zeigt. Diese Cytocentren der tierischen Spermatiden sind aber, wie ich 1902 dargelegt habe (s. oben), keine Centrosomen (oder Zentralkörperchen, wie ich selbst sie bis dahin genannt hatte), sondern Centriolen; also müssen die in Rede stehenden Körper der Pflanzenzellen ebenfalls Centriolen sein.

Die erwähnte Uebereinstimmung, welche die Centriolen in der tierischen und pflanzlichen Spermiogenese zeigen, besteht in folgendem. Bei Tieren (Meves) wie bei Pflanzen (Belajeff) sind es diese Gebilde, welche den auswachsenden Cilien zum Ursprung dienen; sie erfahren weiterhin bei den meisten Tieren ebenso wie bei den von Belajeff, Ikeno, Hirasé und Webber studierten Pflanzen eine mehr oder minder starke Vergrößerung, welche mit einer Formänderung Hand in Hand geht. Ein Unterschied besteht nur insofern, als bei den Tieren das Wachstum der Centriolen immer erst nach Ablauf der zweiten Spermatocytenteilung einsetzt, bei den genannten Gymnospermen dagegen zu einem viel früheren Zeitpunkt, nämlich schon in den Zellen, durch deren Teilung die Spermienbildungszellen entstehen. Es gibt aber sowohl bei Tieren als auch bei Pflanzen Fälle, in denen die Centriolen ganz oder fast ganz unverändert in das Spermium übernommen werden; ein solches Verhalten, wie es Broman (1900) bei der Unke (Bombinator igneus) festgestellt hat, haben wir hier bei Fucus kennen gelernt.

Die als Blepharoplasten bezeichneten Körper sollen nun allerdings nach Angabe der Autoren bei Ginkgo, Zamia und Cycas

erst in der „Körperzelle“ oder „generativen Zelle“ auftreten, deren Tochterzellen sich zu Spermien umwandeln; bei der Teilung dieser Zelle liegen sie, von Strahlung umgeben, auf der Spindelachse, aber in merklicher Entfernung von den Polen der Kernspindel. Nach Webber (1897, 3 S. 233) lassen sie demnach die beiden wichtigsten Eigenschaften der Cytocentren, Kontinuität von Zelle zu Zelle und Lagerung an den Spindelpolen während der Teilung, vermissen und können daher auch nicht als solche aufgefaßt werden.

Demgegenüber haben v. Korff und ich schon 1901 in einer Mitteilung „zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden“ darauf hingewiesen, daß zweifellose Centriolen tierischer Zellen bei der Mitose eine völlig gleiche Lage zeigen können. Wenn sich die „Blepharoplasten“ ferner nicht an Centriolen in sonstigen Geweben derselben Pflanzen haben anknüpfen lassen, so könnten sich die Centriolen an den genannten Stellen dem Nachweis, z. B. infolge ihrer Kleinheit, entziehen.

Strasburger (1900), welcher die fraglichen Körper ebenfalls für Organe sui generis erklärt, hat sie phylogenetisch von den bei den Schwärmsporen der Algen sich findenden hyaloplasmatischen Massen ableiten wollen, welche die Cilien tragen und welche sich nach ihm aus „activiertem Kinoplasma“ bilden sollen. Da nun aber die „Blepharoplasten“, wie wir gesehen haben, Centriolen sind, müssen vielmehr die entsprechenden Gebilde der Algenschwärmer, d. h. also ihre Centriolen, zum Vergleich herangezogen werden. Solche möchte ich in den „schwachen Knötchen“ vermuten, mit deren Hilfe die Geißeln der Schwärmsporen, z. B. bei Cladophora, an der „Kinoplasmaspitze“ angeheftet sind (vgl. Oltmanns 1905, II S. 25).

Ich will schließlich nicht unerwähnt lassen, daß auf tierischem Gebiet meinem Eintreten für eine richtige Bezeichnungsweise der cellulären Centren bisher ebenfalls nur ein verhältnismäßig geringer Erfolg beschieden gewesen ist. Zwar hat Waldeyer schon 1903 im Handbuch der Entwicklungsgeschichte von O. Hertwig auf S. 282 ausdrücklich betont, daß alles, was er auf den vorhergehenden Blättern von den Umbildungen der „Centrosomen“ zu Halsstücken und Teilen am Achsenfaden gesagt habe, streng genommen, auf „Centriolen“ bezogen werden müsse; und M. Heidenhain (1907), O. Hertwig (1912), Benda (1914) u. a. haben auf meine Ausführungen hin den Ausdruck Centriol für die kleinsten durch Eisen-

haematoxylin färbbaren Körnchen tatsächlich in Anwendung gebracht. M. Heidenhain und O. Hertwig gebrauchen allerdings Centralkörperchen gleichwertig mit Centriol, wozu ich oben S. 301 zu vergleichen bitte. Die überwiegende Mehrzahl der zoologischen Autoren aber, darunter die Verfasser sämtlicher mir bekannter zoologischer Lehrbücher, sprechen immer noch auch in solchen Fällen von Centrosomen, in denen es sich nur um Centriolen handeln kann.

Literaturverzeichnis.

Ballowitz, E., 1890: Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III. Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

Behrens, J., 1886: Beitrag zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei Fucus vesiculosus. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 4.

Belajeff, Wl., 1894: Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora, Ergänzungsband z. Jahrg. 1894, Bd. 18.

Derselbe, 1897, 1: Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 15.

Derselbe, 1897, 2: Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ebenda.

Derselbe, 1897, 3: Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen.

Derselbe, 1898: Ueber die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 16.

Benda, C., 1897: Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1896—1897.

Derselbe, 1914: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Verh. d. Deutsch. Pathol. Ges. Siebzehnte Tagung in München.

Boveri, Th., 1888: Zellen-Studien, Heft 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena.

Derselbe, 1895: Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 29.

Derselbe, 1901: Zellen-Studien, Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.

Broman, J., 1900: Ueber Bau und Entwickelung der Spermien von Bombinator igneus. Anat. Anz., Bd. 17.

v. Brunn, A., 1884: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.

Bütschli, O., 1871: Vorläufige Mitteilung über Bau und Entwickelung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 21.

Duesberg, J., 1907: Der Mitochondrial-Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 71.

Derselbe, 1912: Plastosomen, „apparato reticulare interno" und Chromidialapparat. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20, 1912.

Escoyez, E., 1907: Blépharoplaste et Centrosome dans le Marchantia polymorpha. La cellule, t. 24.

Farmer, J. B., 1895: Ueber Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in bezug auf die Centrosomenfrage. Flora, Bd. 80.

Fick, R., 1893: Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56.

Flemming, W., 1891: Attractionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz., Jahrg. 6.

Guignard, L., 1889: Développement et constitution des anthérozoides. Revue générale de Botanique, t. 1.

Heidenhain, M., 1907: Plasma und Zelle. Erste Abteilung. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Jena.

Hermann, F., 1889: Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34.

Derselbe, 1897: Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.

Hertwig, O., 1912: Allgemeine Biologie. Jena.

Hirasé, S., 1894: Notes on the attraction sphere in the pollen cells of Ginkgo biloba. The Botanical Magazine, vol. 8.

Derselbe, 1898: Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo (sécond mémoire). Journ. of the Coll. of Science, Imp. Univ. Tokyo, vol. 12.

Jensen, O. S., 1886: Ueber die Struktur der Samenkörper bei Säugetieren, Vögeln und Amphibien. Anat. Anz., Jahrg. 1.

Ikeno, J. und S. Hirasé, 1897: Spermatozoids in Gymnosperms. Annals of Botany, vol. 11.

Ikeno, J., 1898, 1: Zur Kenntnis des sogenannten centrosomenähnlichen Körpers im Pollenschlauche der Cycadeen. Flora, Bd. 85.

Derselbe, 1898, 2: Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32.

Derselbe, 1903: Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese: Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 15.

Koernicke, M., 1904: Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1903, Bd. 21, General-Versammlungs-Heft 1.

v. Korff, K., 1899: Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.

Kylin, H., 1916: Ueber den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 34.

Meves, Fr., 1896: Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897.

Derselbe, 1897, 1: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Vortrag gehalten im physiolog. Verein zu Kiel am 8. Februar 1897. Mitteil. f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Aerzte, Jahrg. 5.

Derselbe, 1897, 2: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.

Derselbe, 1899, 1: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.

Derselbe, 1899, 2: Zellteilung. Merkel-Bonnets Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 8, 1898.

Derselbe, 1900: Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.

Derselbe, 1902, 1: Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verh. d. anat. Ges., Halle a. S.

Derselbe 1902, 2: Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.

Derselbe, 1912: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. II.

Derselbe, 1913: Ueber das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von Phallusia mamillata. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. II.

Derselbe, 1914: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. 2.

Derselbe und K. v. Korff, 1901: Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57.

Mottier, D. M., 1904: The Development of the Spermatozoid in Chara. Annals of Botany, vol. 18.

Oltmanns, Fr., 1905: Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1 und 2, Jena.

Retzius, G., 1904: Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 11.

Derselbe, 1906: Ueber die Spermien der Fucaceen. Ark. för Botanik, Bd. 5 und Biologische Untersuchungen, N. F. Bd. 13.

Schmitz, Fr., 1882: Die Chromatophoren der Algen. Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Chlorophyllkörper und der analogen Farbstoffkörper der Algen. Bonn.

Shaw, W., 1898: Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsillia. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 16.

Strasburger, E., 1884: Das botanische Practicum. Jena.

Derselbe, 1897, 1: Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30.
Derselbe, 1897, 2: Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Ebenda.
Derselbe, 1900: Histologische Beiträge, Heft 4. Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner. Jena.
Derselbe, 1902: Das botanische Practicum, IV. Aufl. Jena.
Derselbe zusammen mit Noll, Schenk und Schimper, 1905: Lehrbuch der Botanik. VII. Aufl. Jena.
Thuret, G., 1854: Recherches sur la fécondation des Fucacées. Ann. d. sc. nat., Bot., sér. 4, t. 2.
Derselbe und E. Bornet, 1878: Études phycologiques.
v. la Valette St. George, 1867: Ueber die Genese der Samenkörper. Zweite Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3.
Derselbe, 1886, 1: Spermatologische Beiträge. Zweite Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27.
Derselbe, 1886, 2. Spermatologische Beiträge. Vierte Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28.
Waldeyer, W., 1903: Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgeg. v. O. Hertwig, Bd. 1.
Webber, H. J., 1897, 1: Peculiar structures occurring in the pollen tube of Zamia. Botanical Gazette, vol. 23.
Derselbe, 1897, 2: The development of the antherozoids of Zamia. Botanical Gazette, vol. 24.
Derselbe, 1897, 3: Notes on the fecundation of Zamia and the pollen tube apparatus of Ginkgo. Ebenda.
Derselbe, 1901: Spermatogenesis and fecundation of Zamia. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry. Bulletin Nr. 2.
Yamanouchi, Sh., 1909: Mitosis in Fucus. Botanical Gazette, vol. 47.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XI und XII.

Die Abbildungen der Tafeln XI und XII sind mit Zeiss' Apochromat 1,5 mm und Compensationsocular 12 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe entworfen.

Taf. XI. **Fucus serratus und vesiculosus.**

Fig. 1—25. Reife Spermien von Fucus serratus aus Schnitten durch befruchtete Eier derselben Alge, welche kurze Zeit nach der Befruchtung mit Altmannschem Gemisch fixiert waren.

Fig. 1—12. Färbung mit Haemalaun. Fig. 1—8 Längsansichten, Fig. 9—12 Querschnitte.

Fig. 13—25. Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann. Fig. 13 bis 24 Längsansichten, Fig. 25 Querschnitt.

Fig. 26—54. Entwicklung des Spermiums von Fucus vesiculosus aus seiner Mutterzelle. Fixierung mit Altmannschem Gemisch und Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann, Text S. 287 bis 291. Auf dem Stadium der Fig. 29 beginnt der Kern sich abzuplatten. Fig. 29, 31, 33, 35—49 sind von der Fläche, Fig. 30, 32, 34 und 54 von der Kante gesehen. Fig. 50—53 Querschnittsbilder; Fig. 50 entspricht einer Flächenansicht wie Fig. 40, Fig. 53 einer solchen wie Fig. 49.

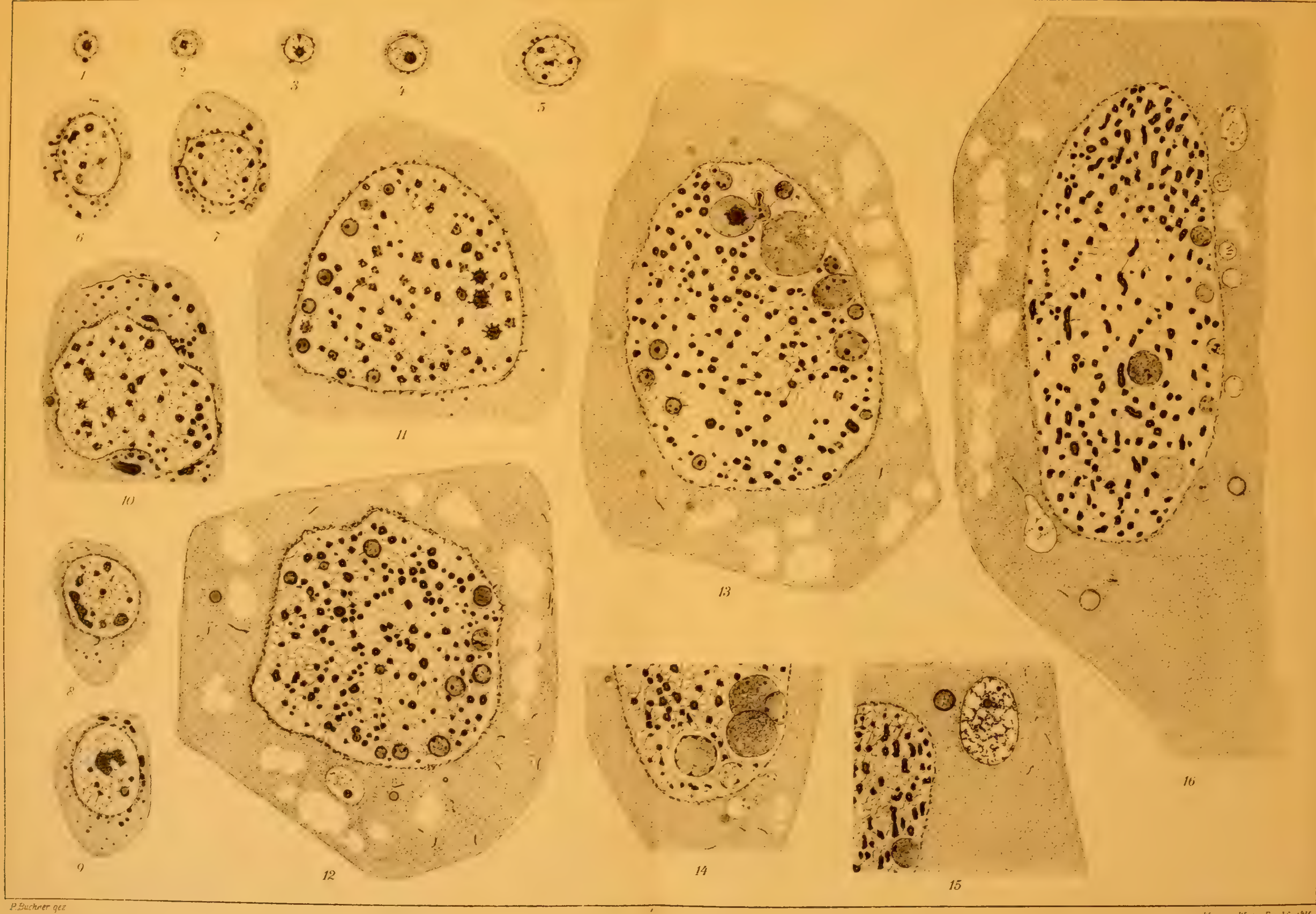
Taf. XII. **Chara foetida.**

Fig. 55—60. Einige Stadien aus der Entwicklung der Spermien von Chara foetida. Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch und Färbung mit Eisenhaematoxylin. (Text S. 297—300.)



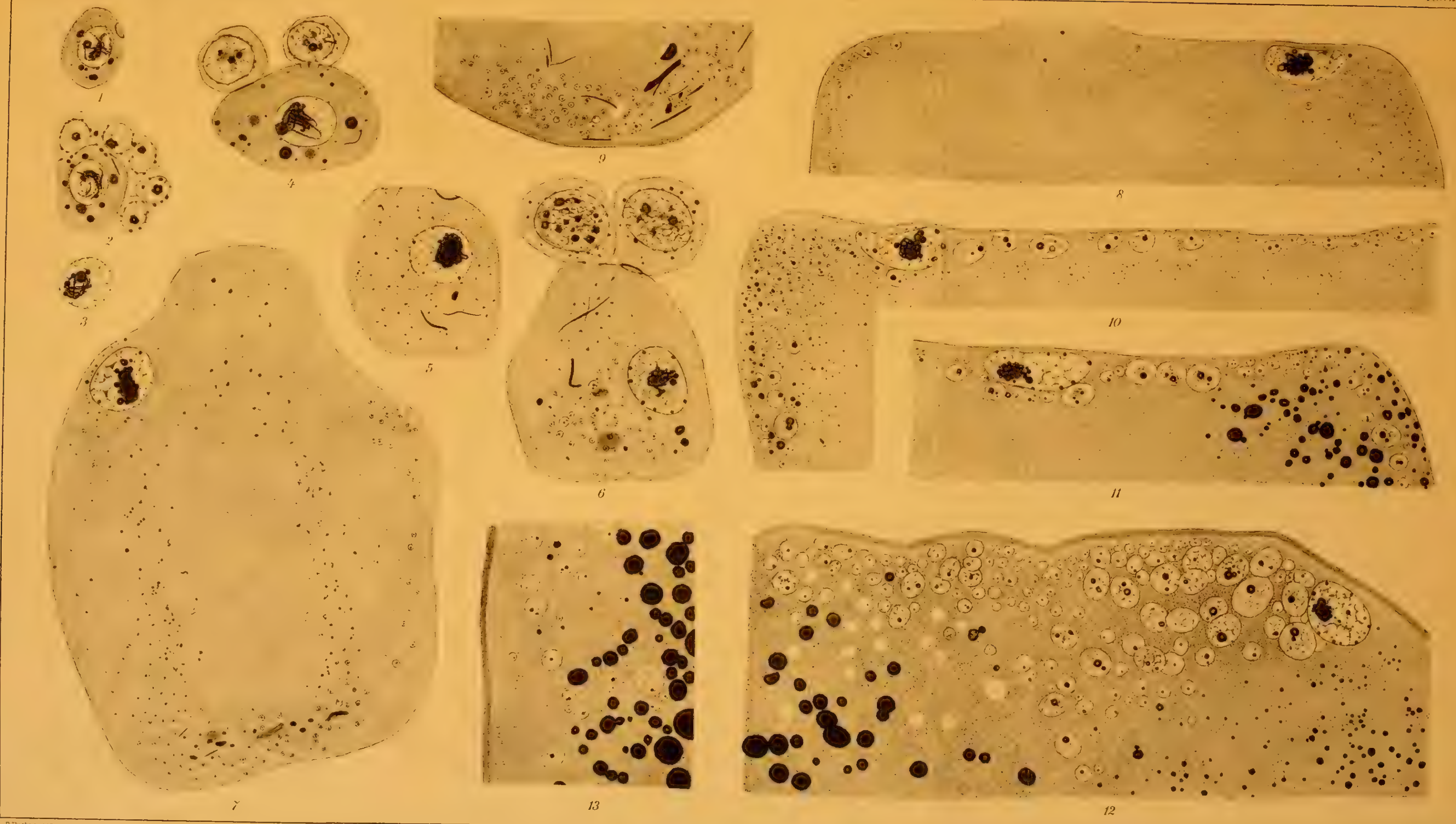






P. Buchner gez. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.





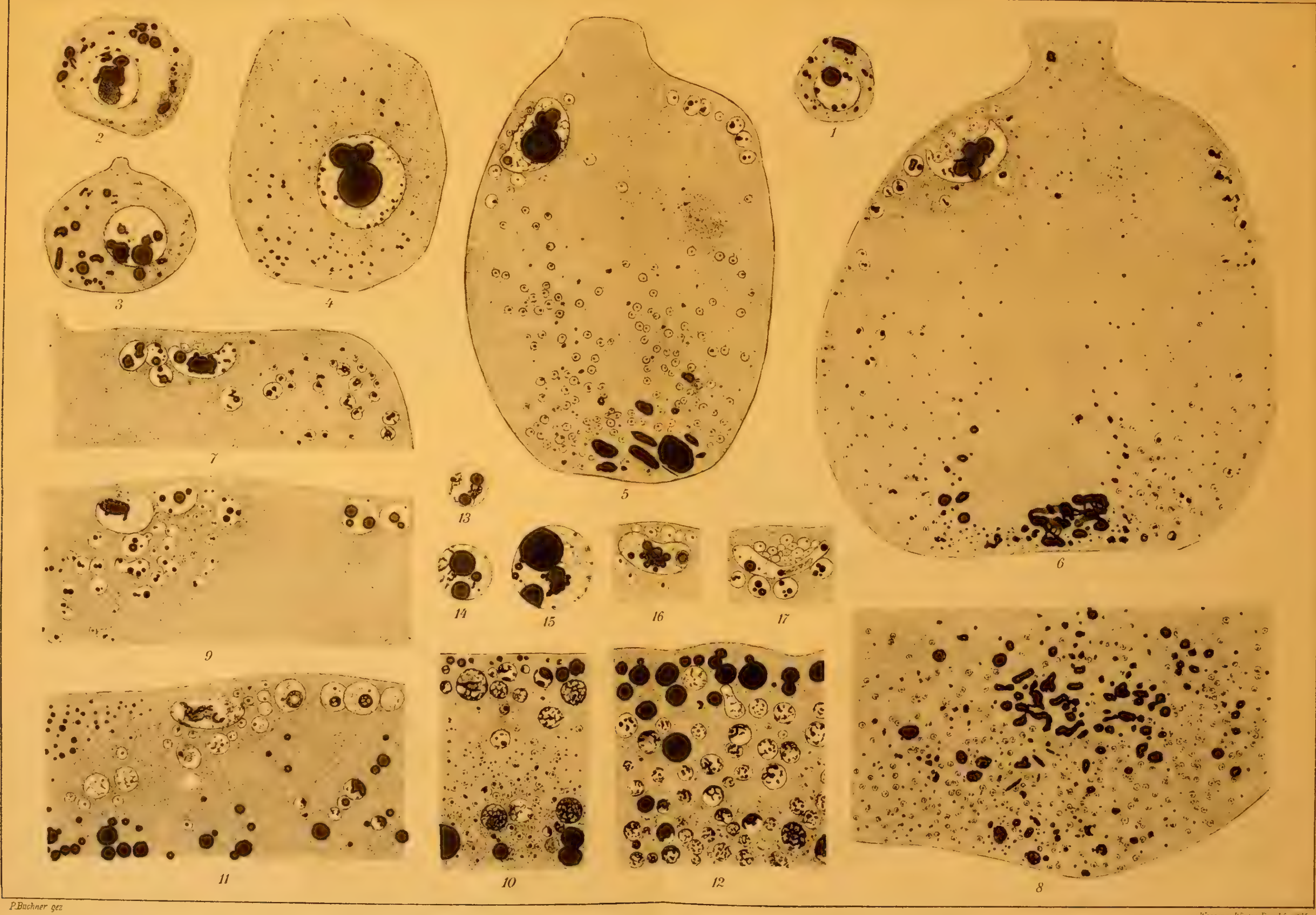
P. Buchner gez.

Werner u. Winter Frankfurt a/M.







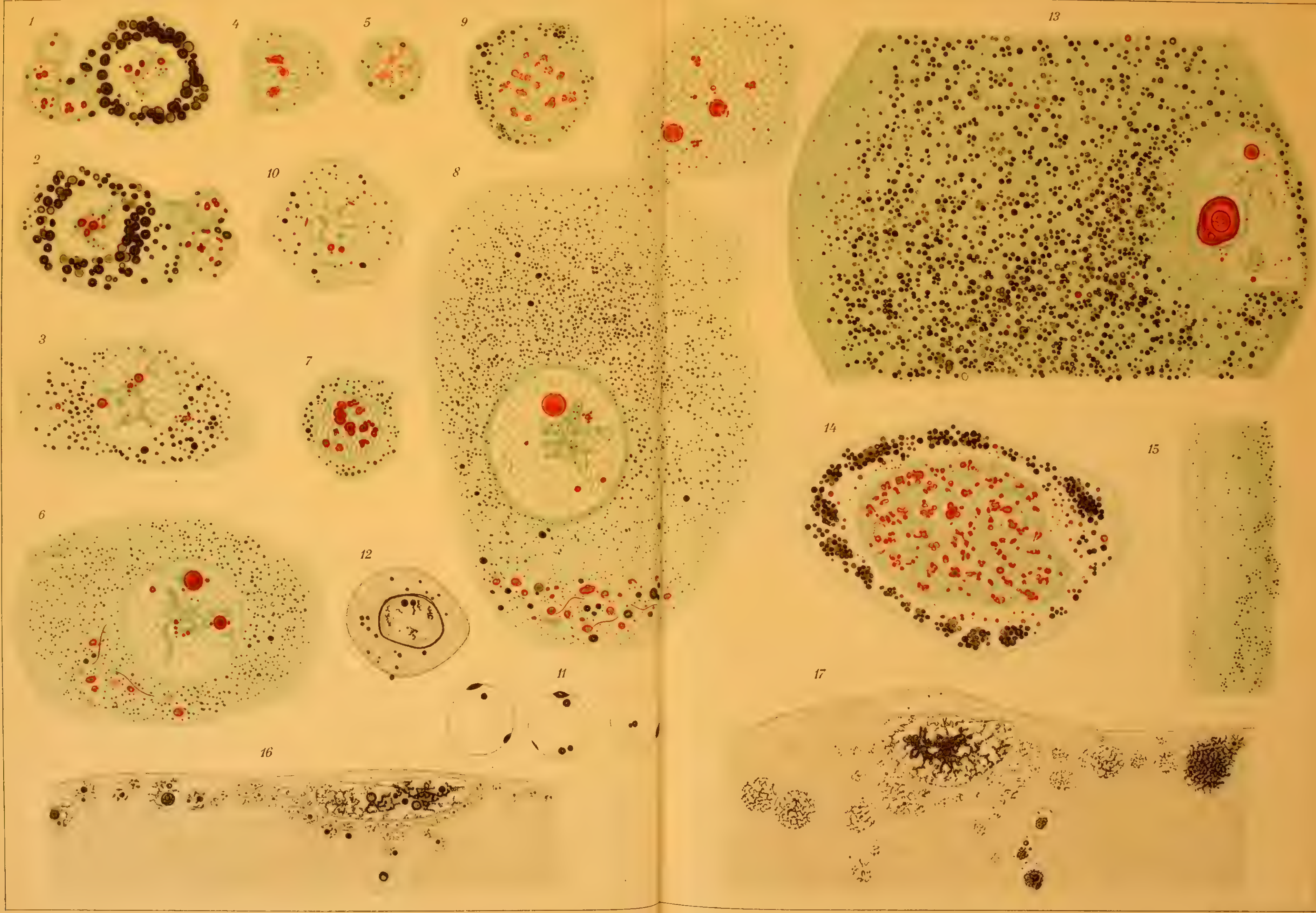


P. Buchner gez.
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

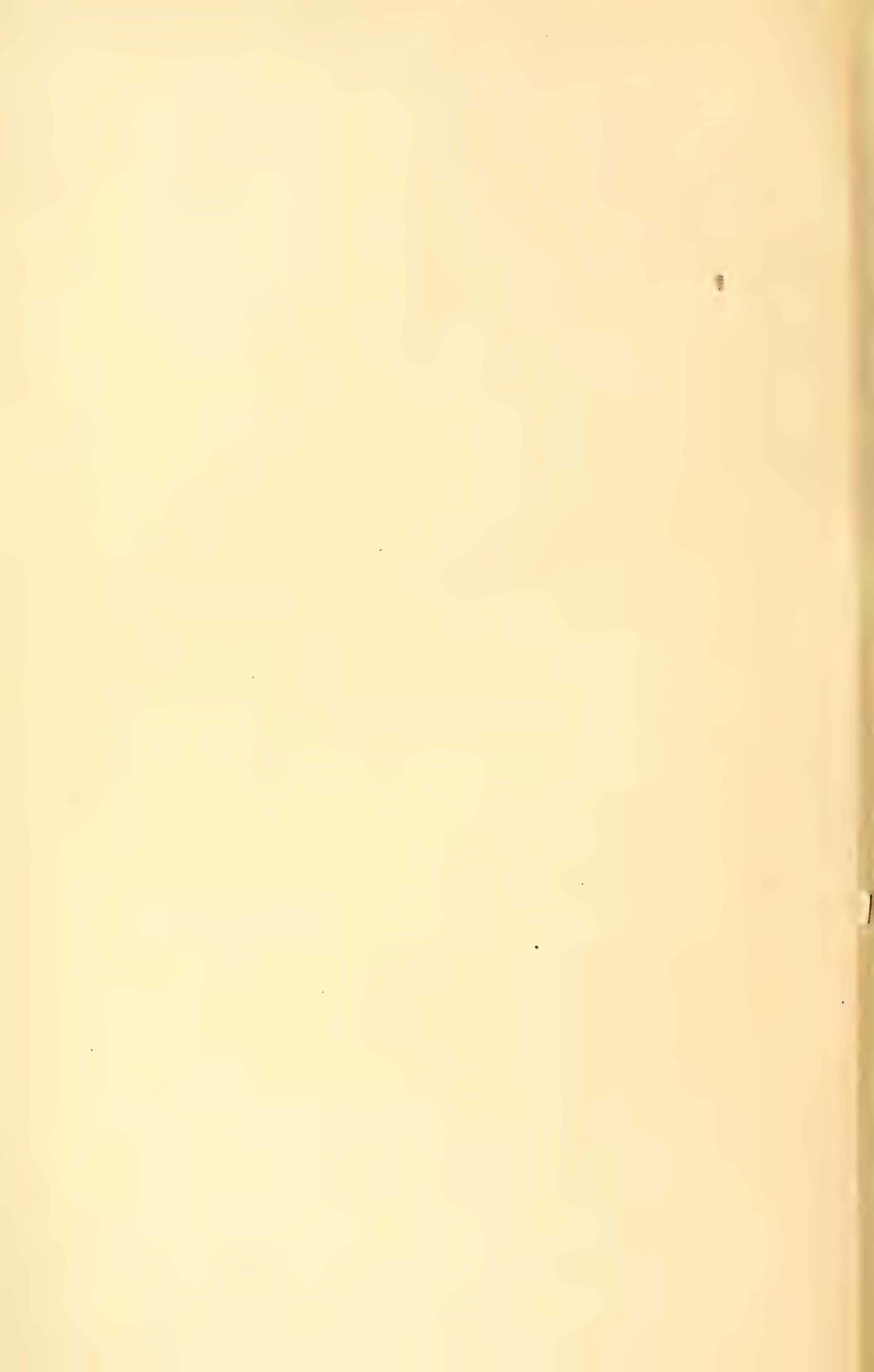




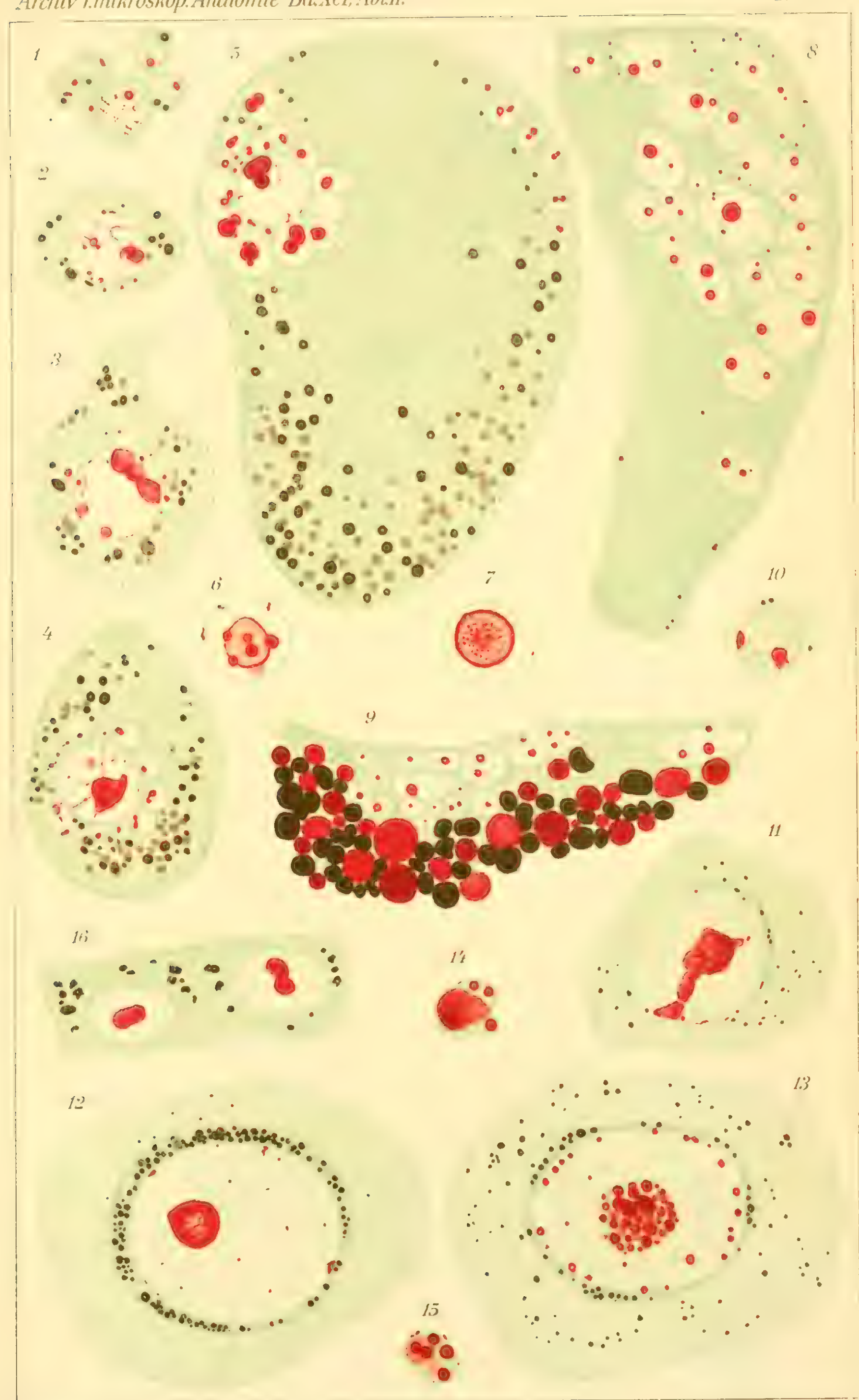


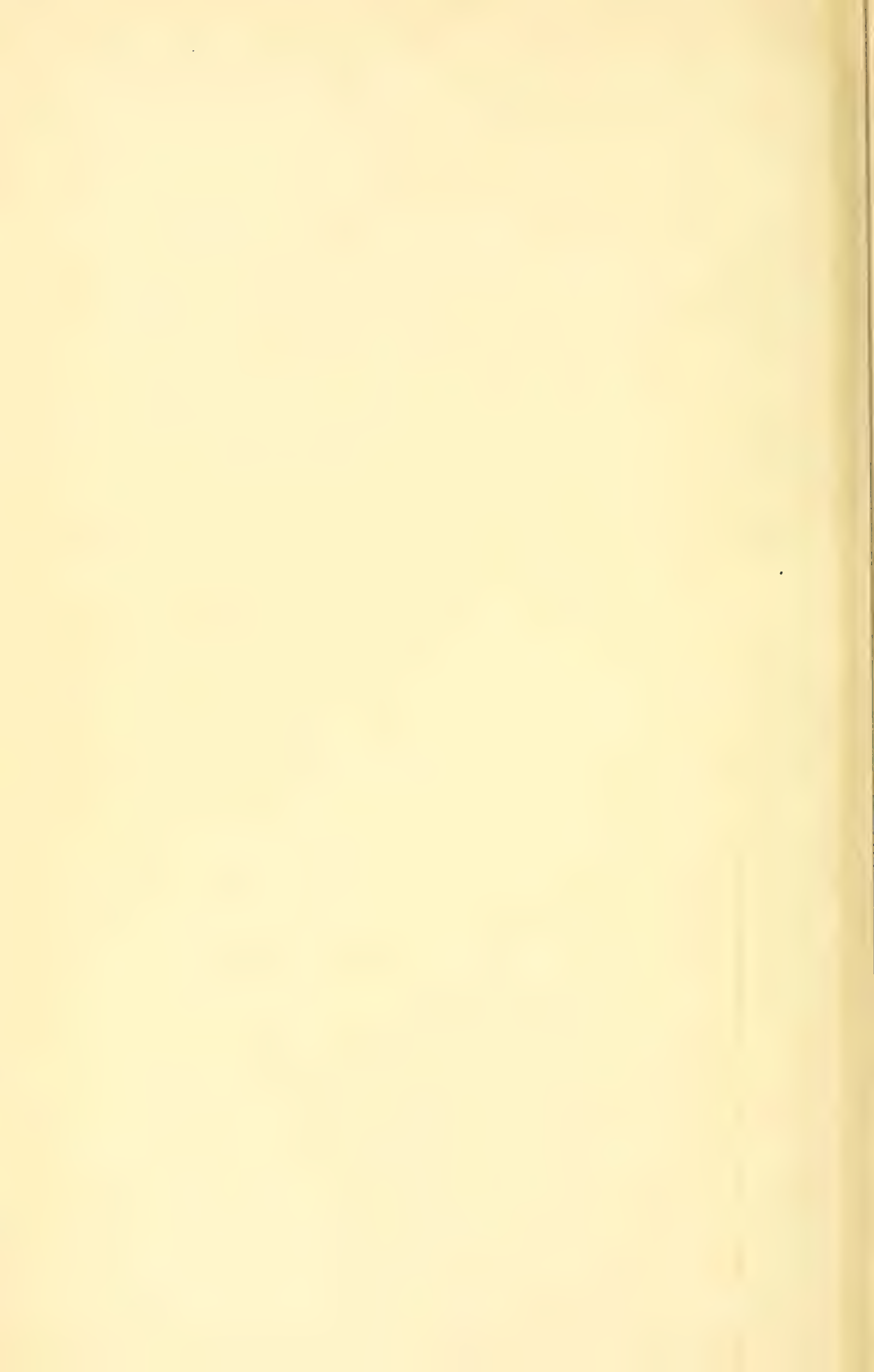


P. Buchner gez. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



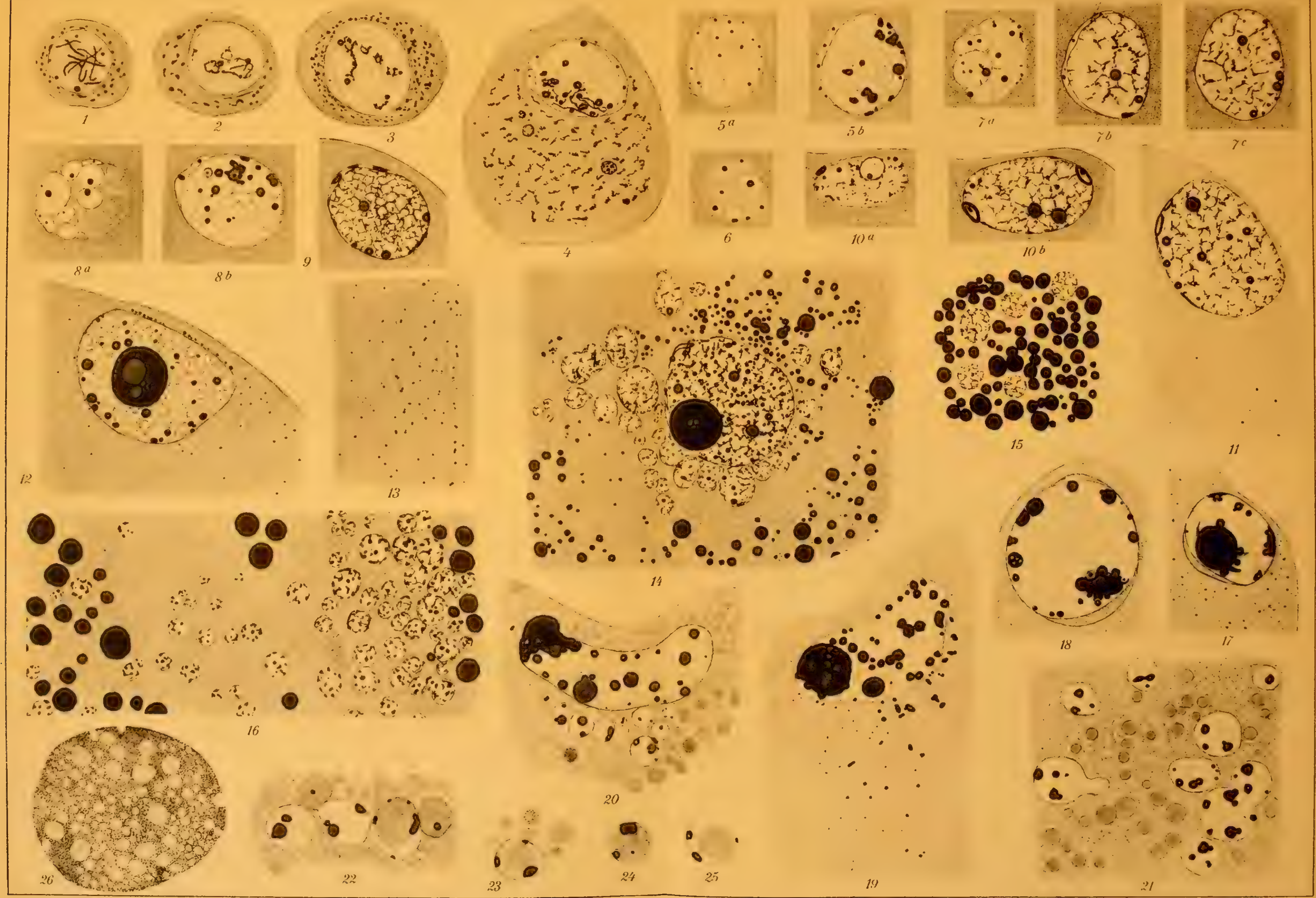



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16



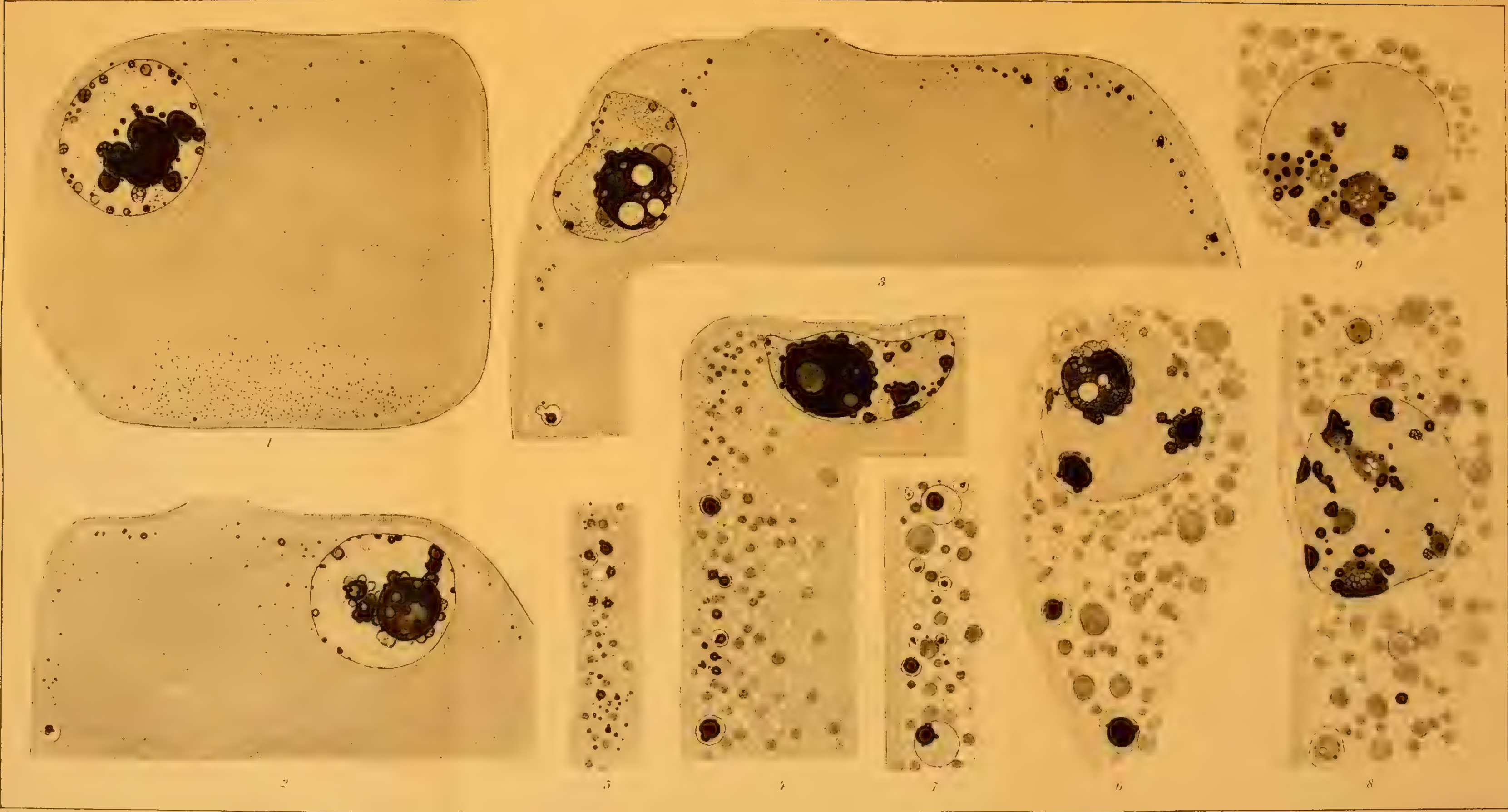






P. Buchner gez. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

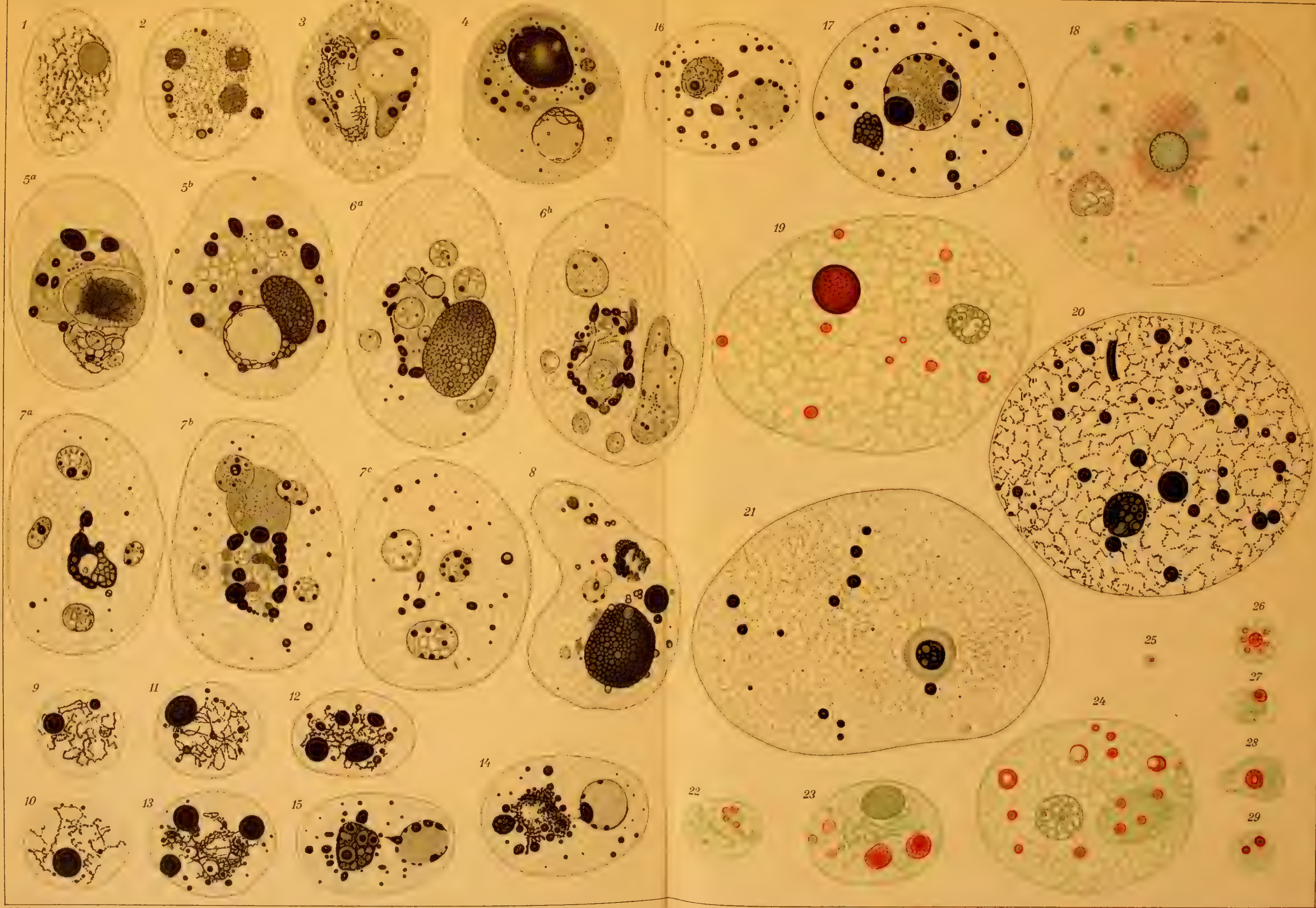



1
2
3
4
5
6
7
8
9





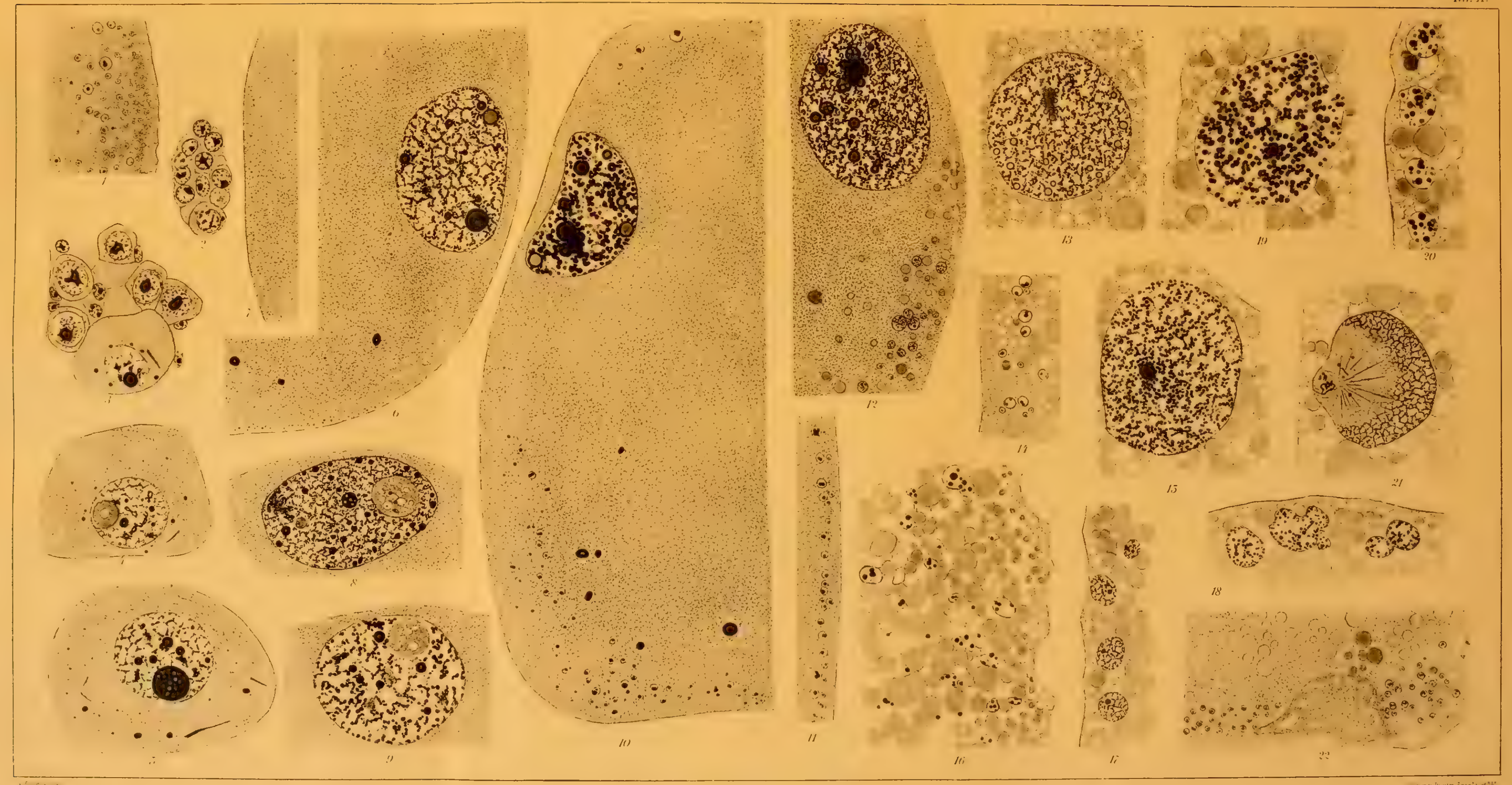




P. Buchner gez.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.





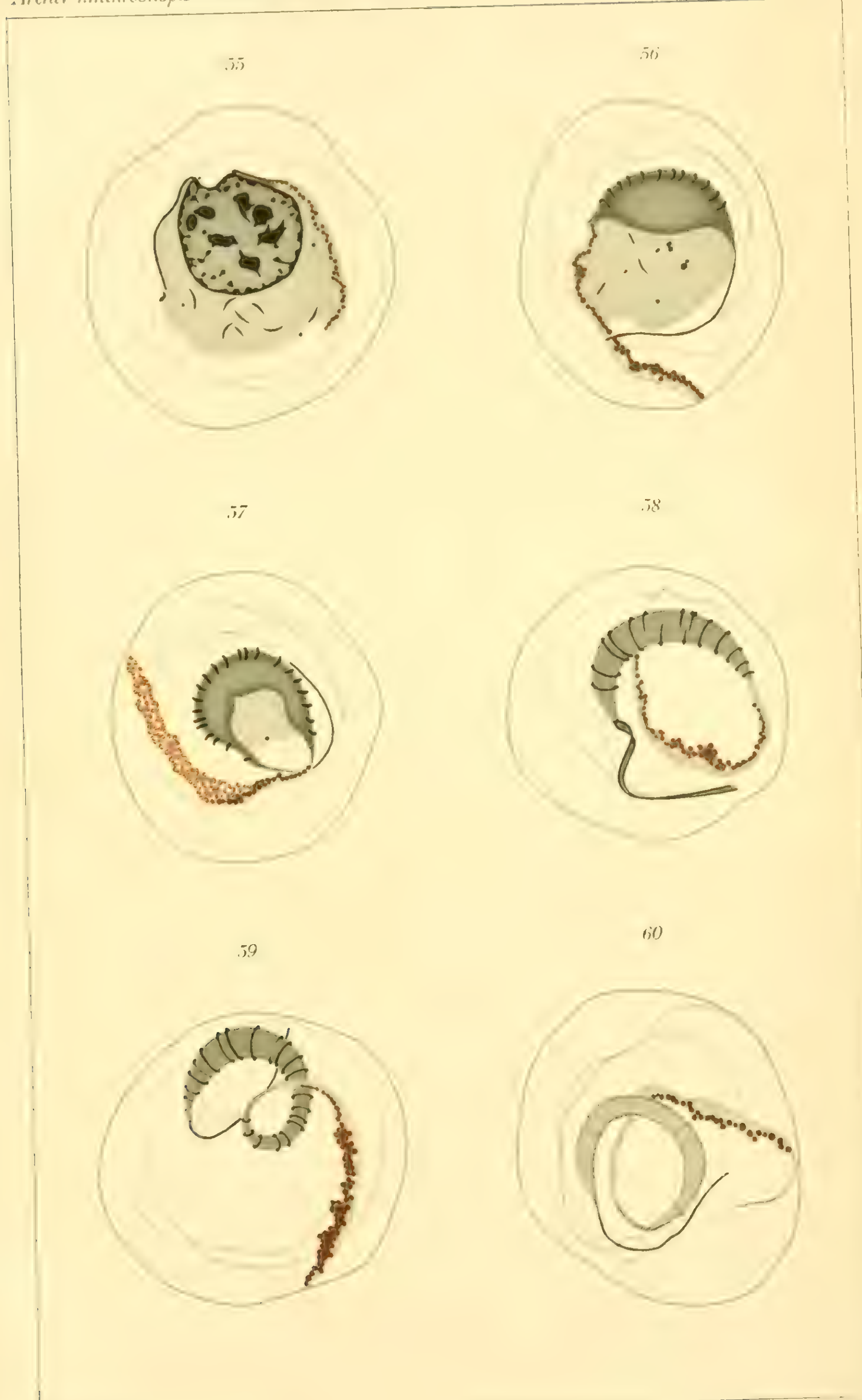




Gez. v. Fr. Meves

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.



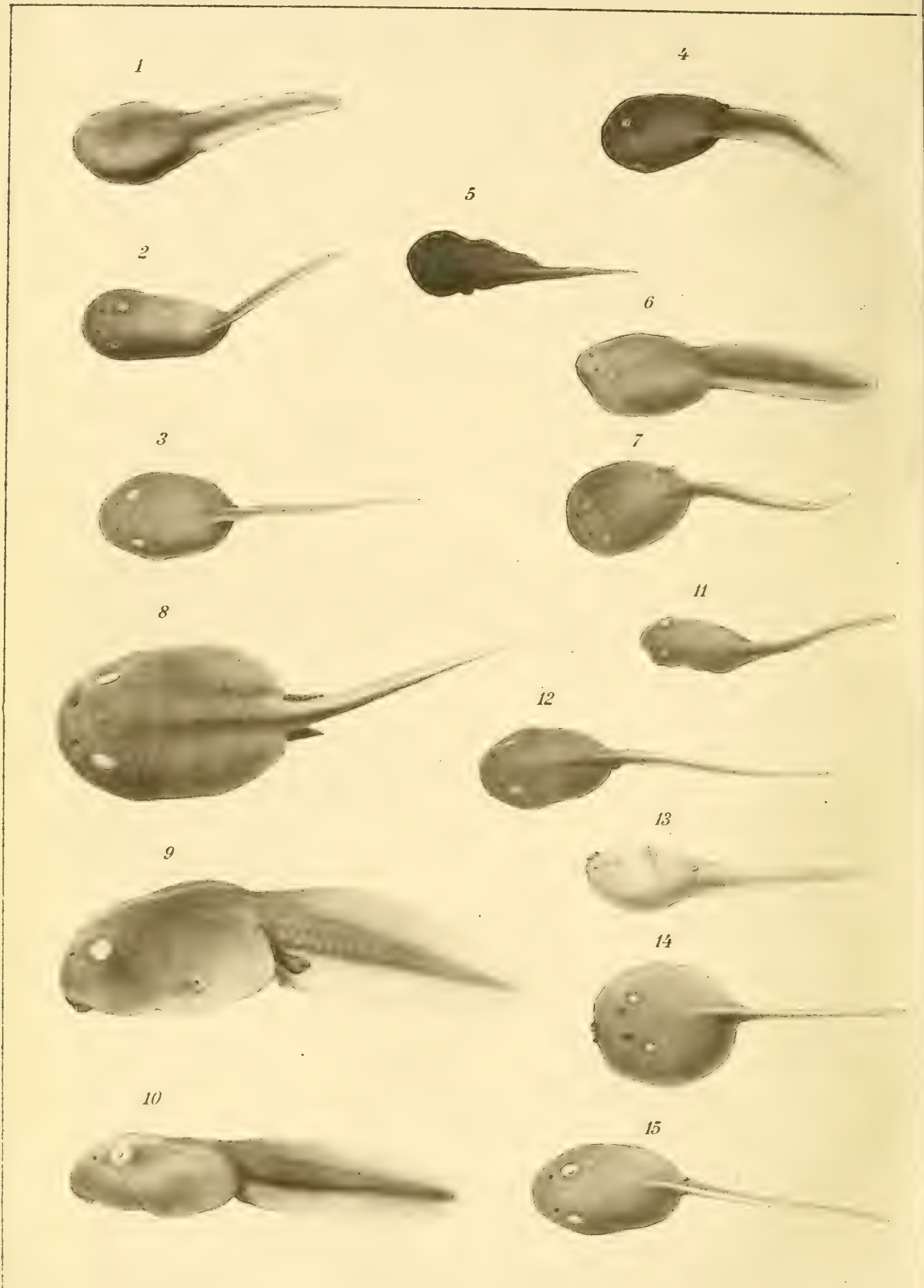


Gez. v. Fr. Meves

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

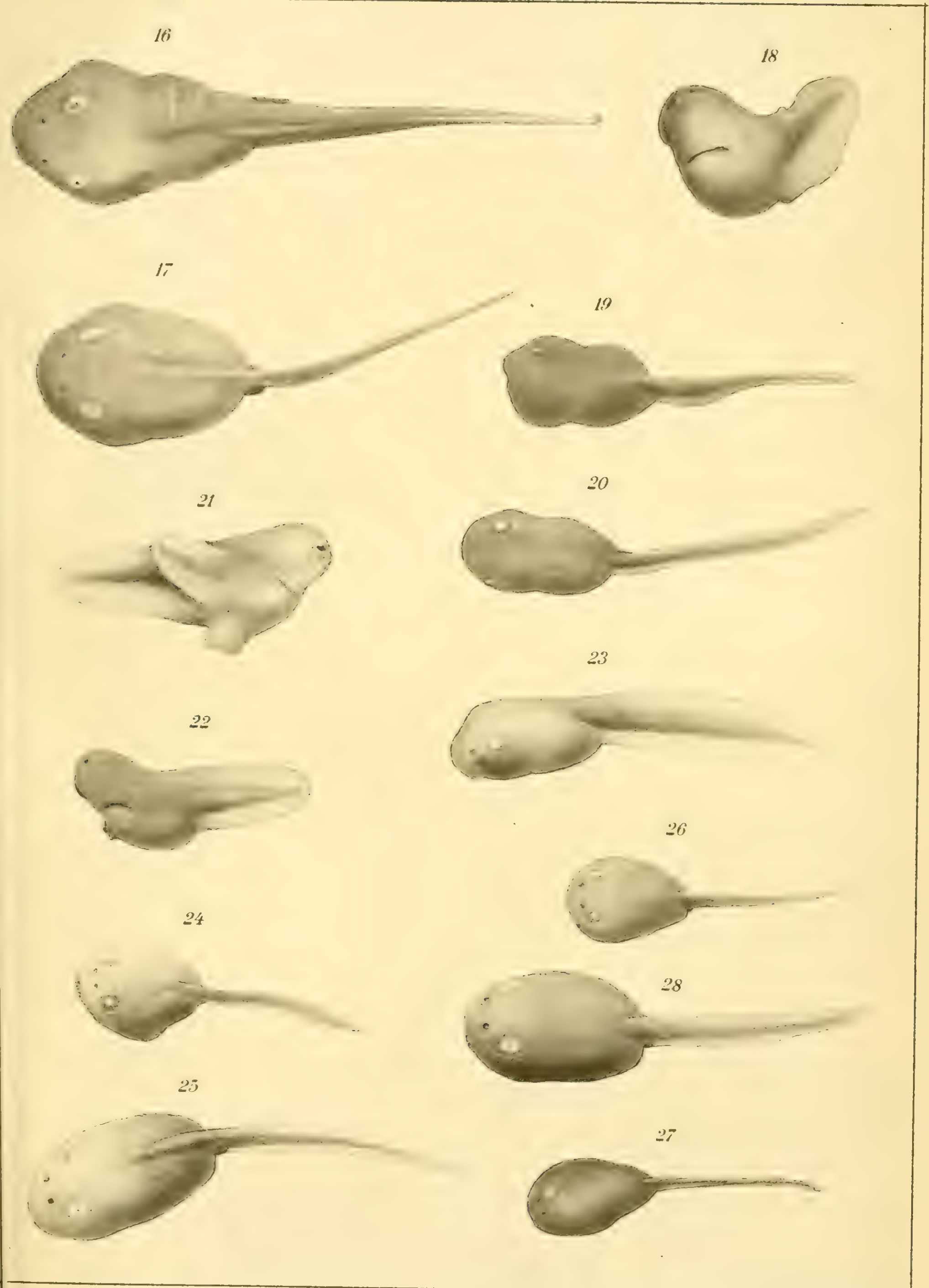




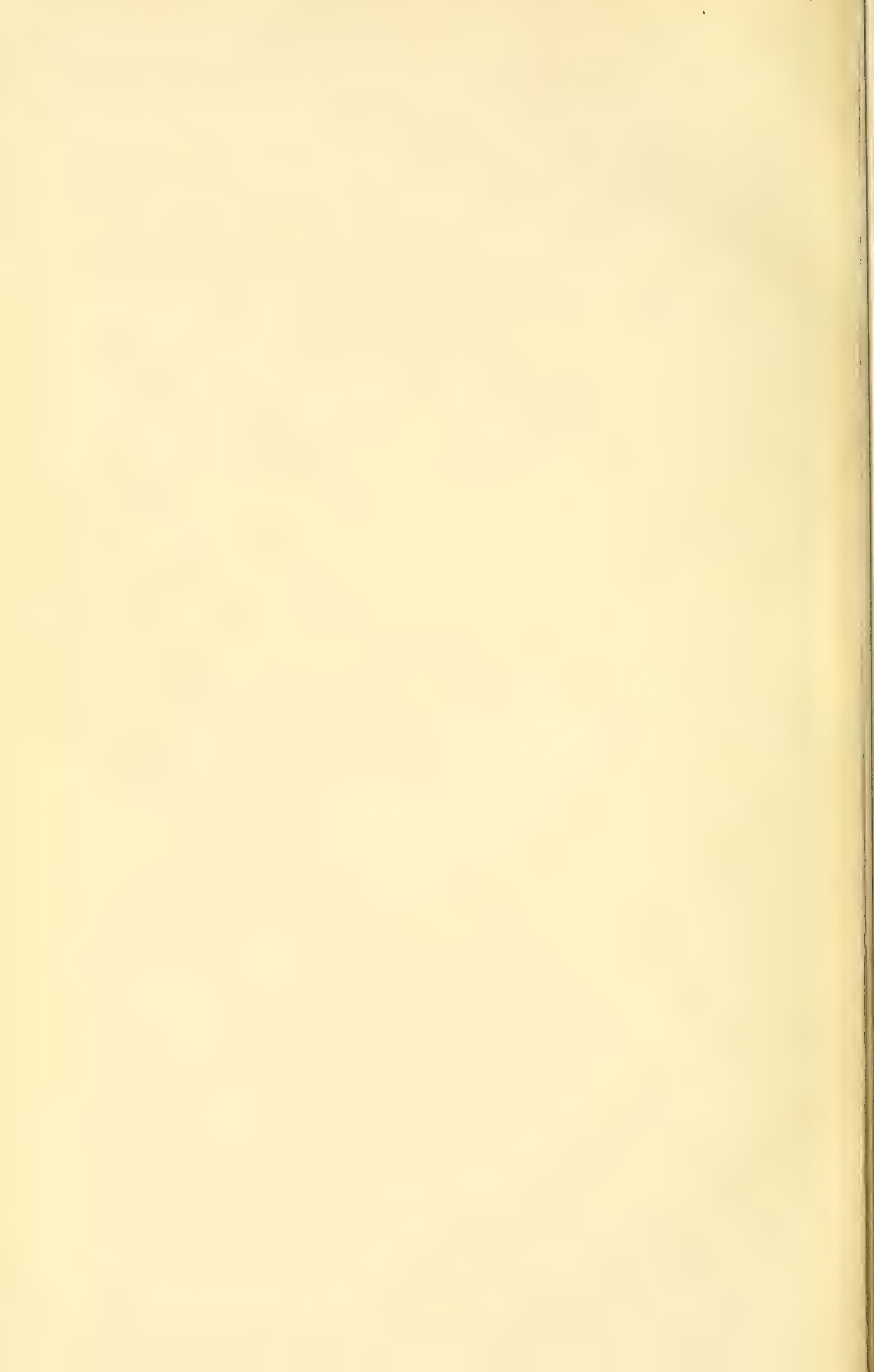


Hertwig fec.

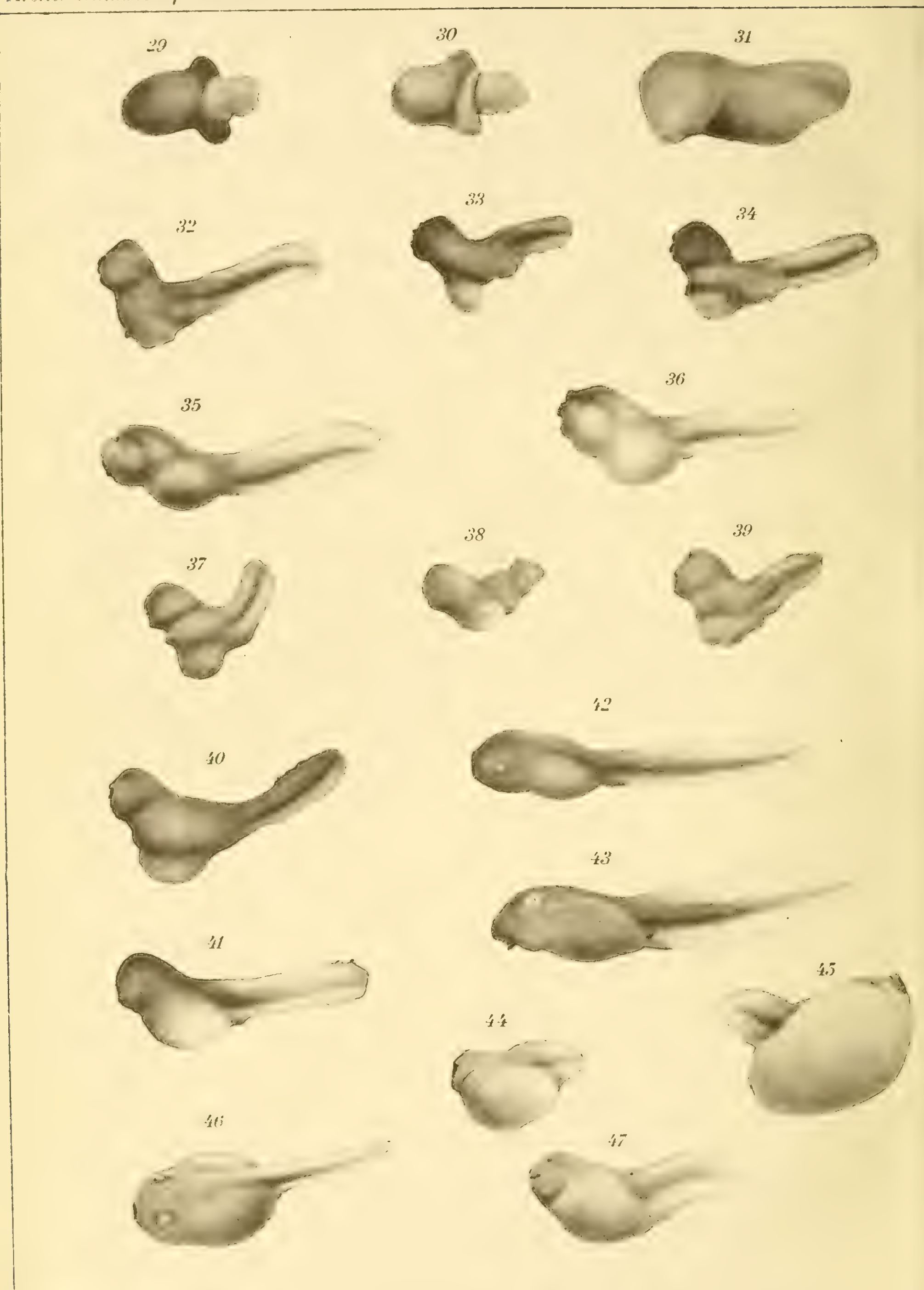
Taf. XIII.



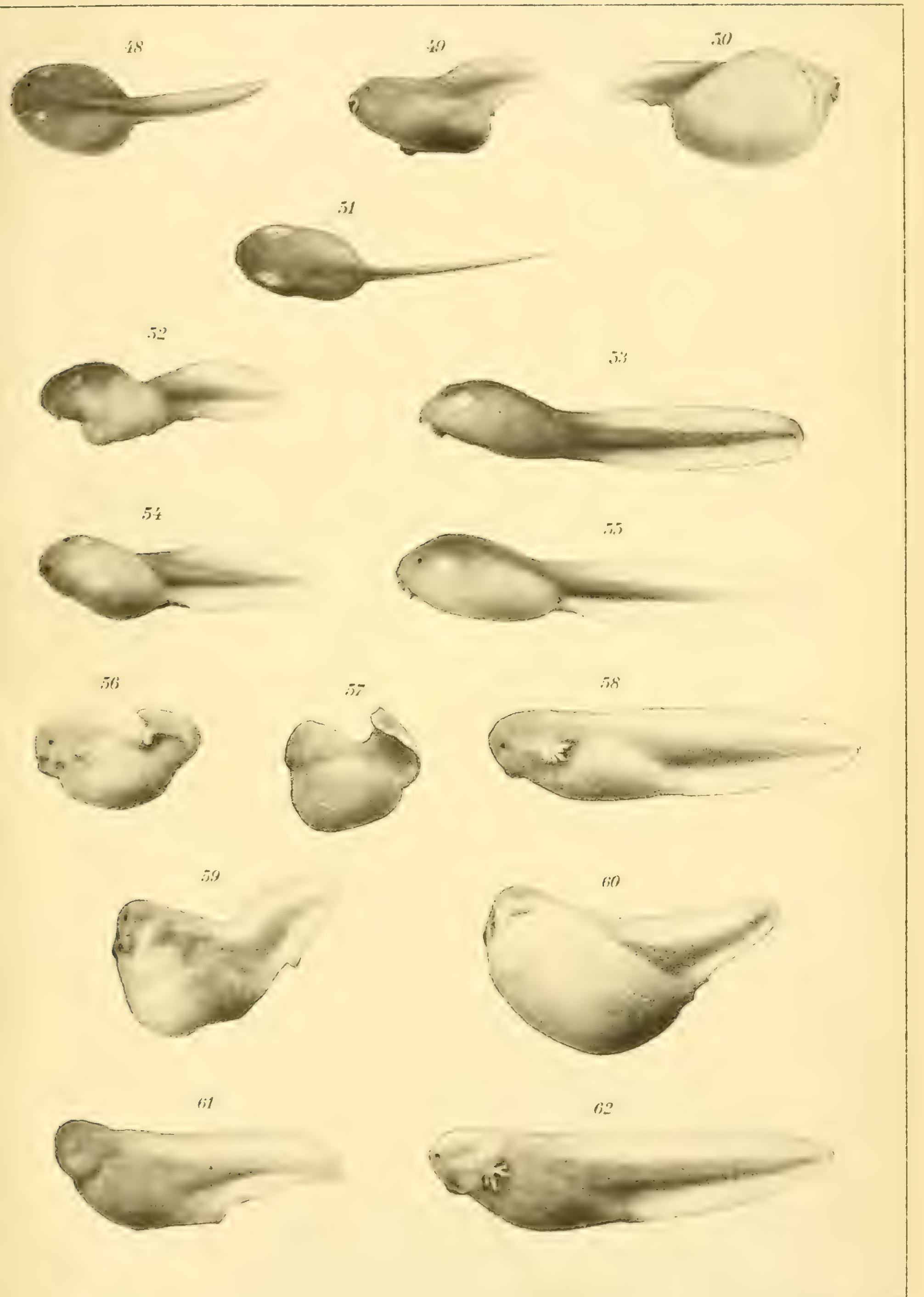
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.



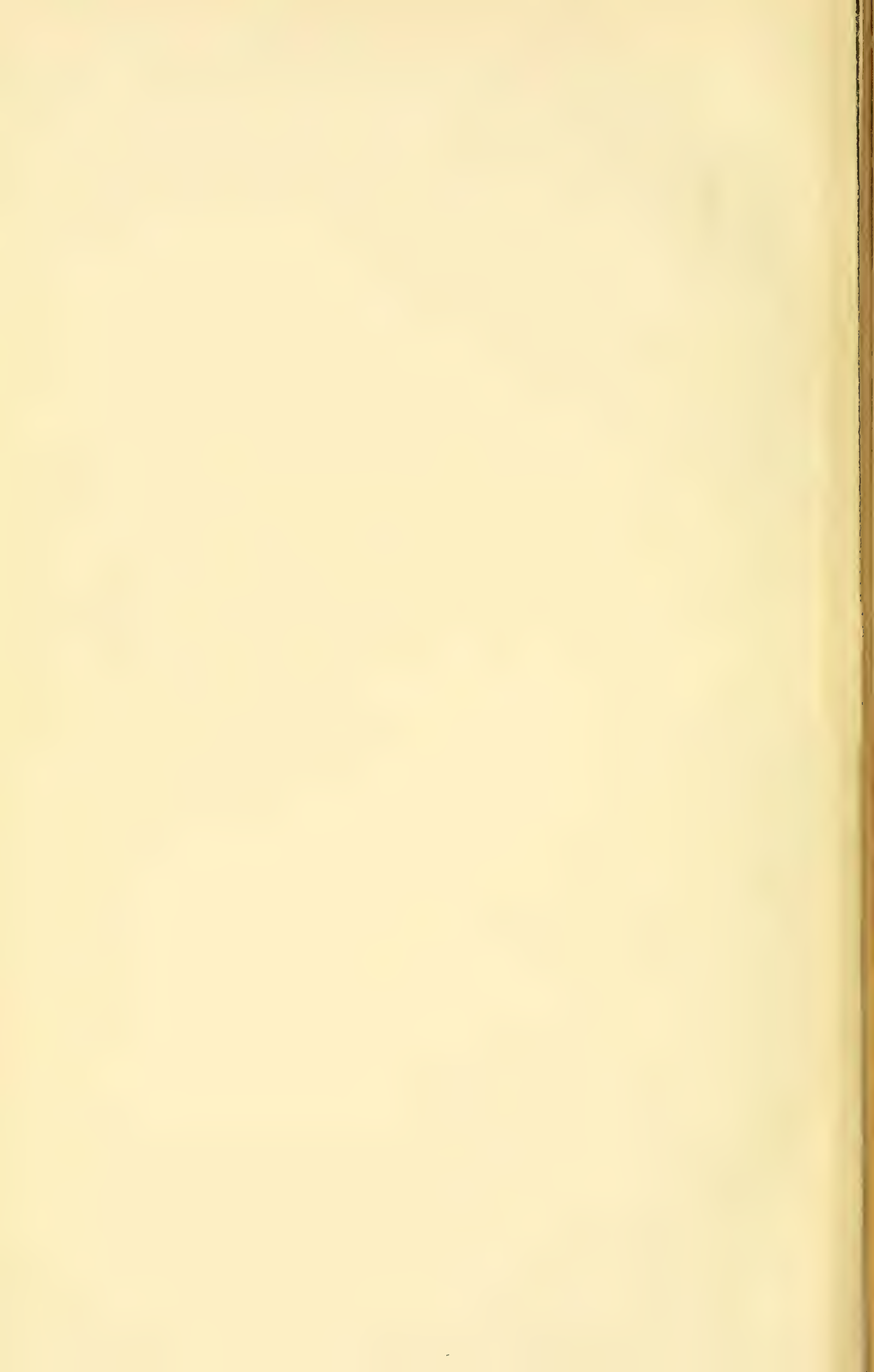


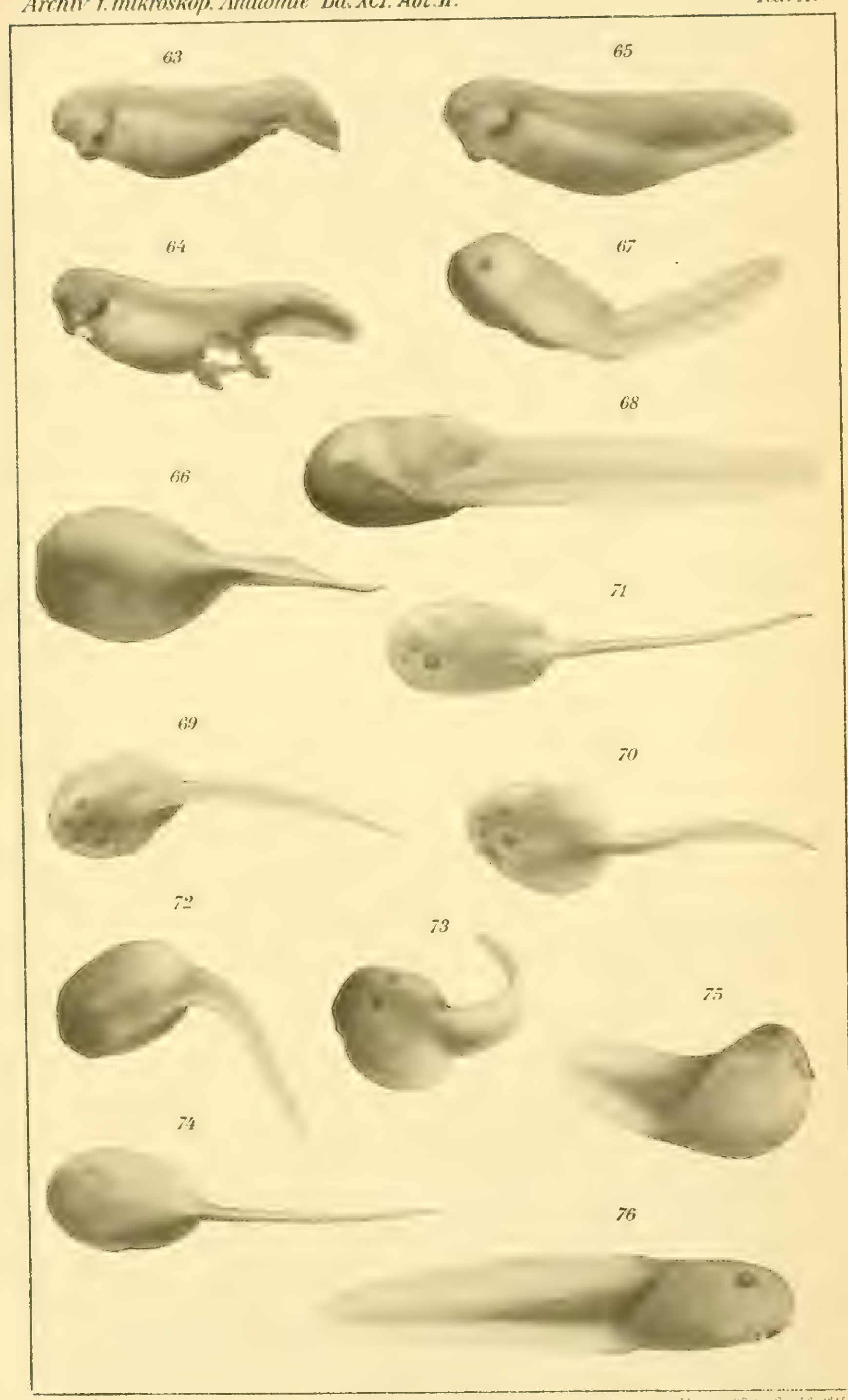


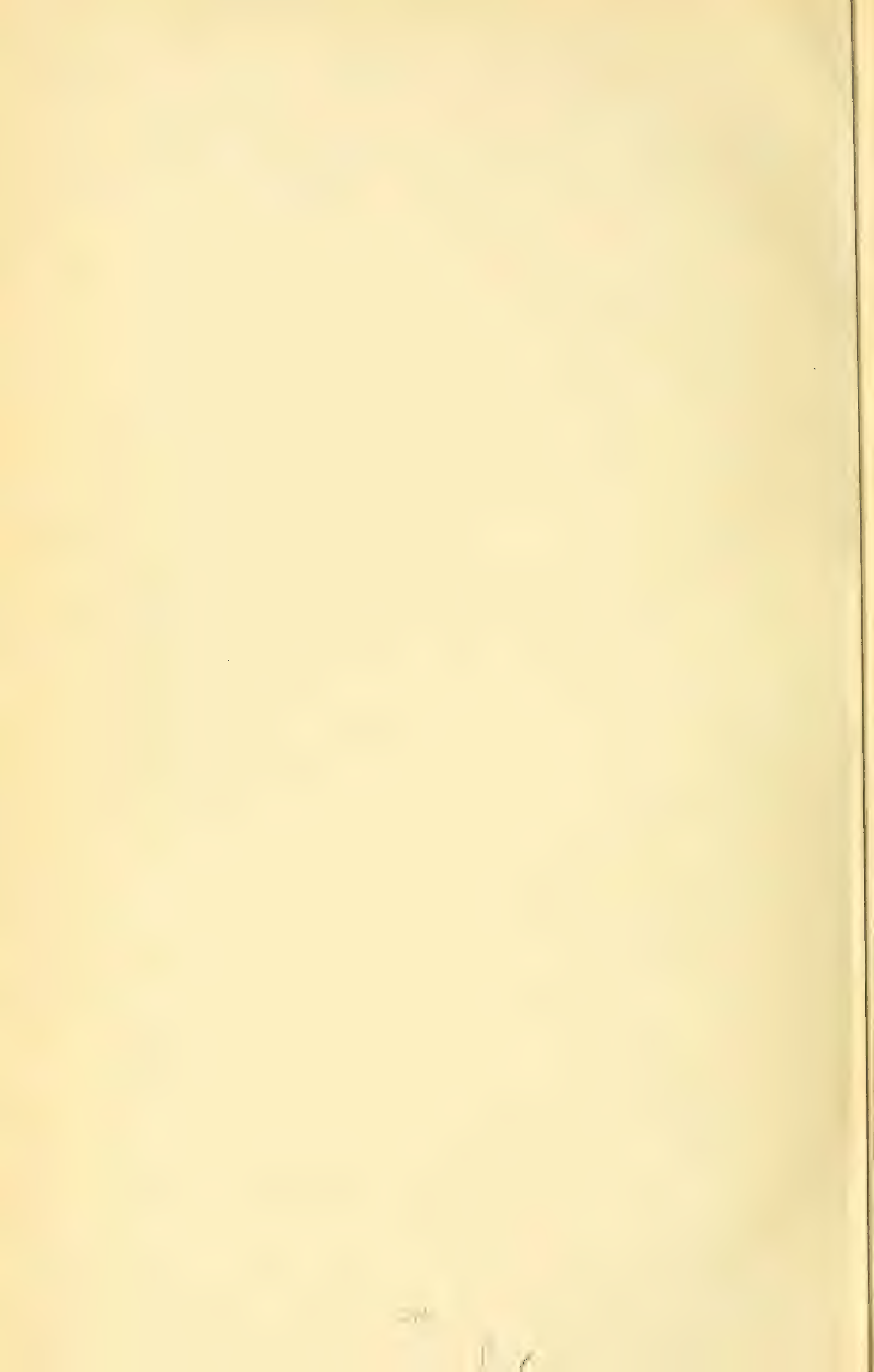
Hertwig fec.

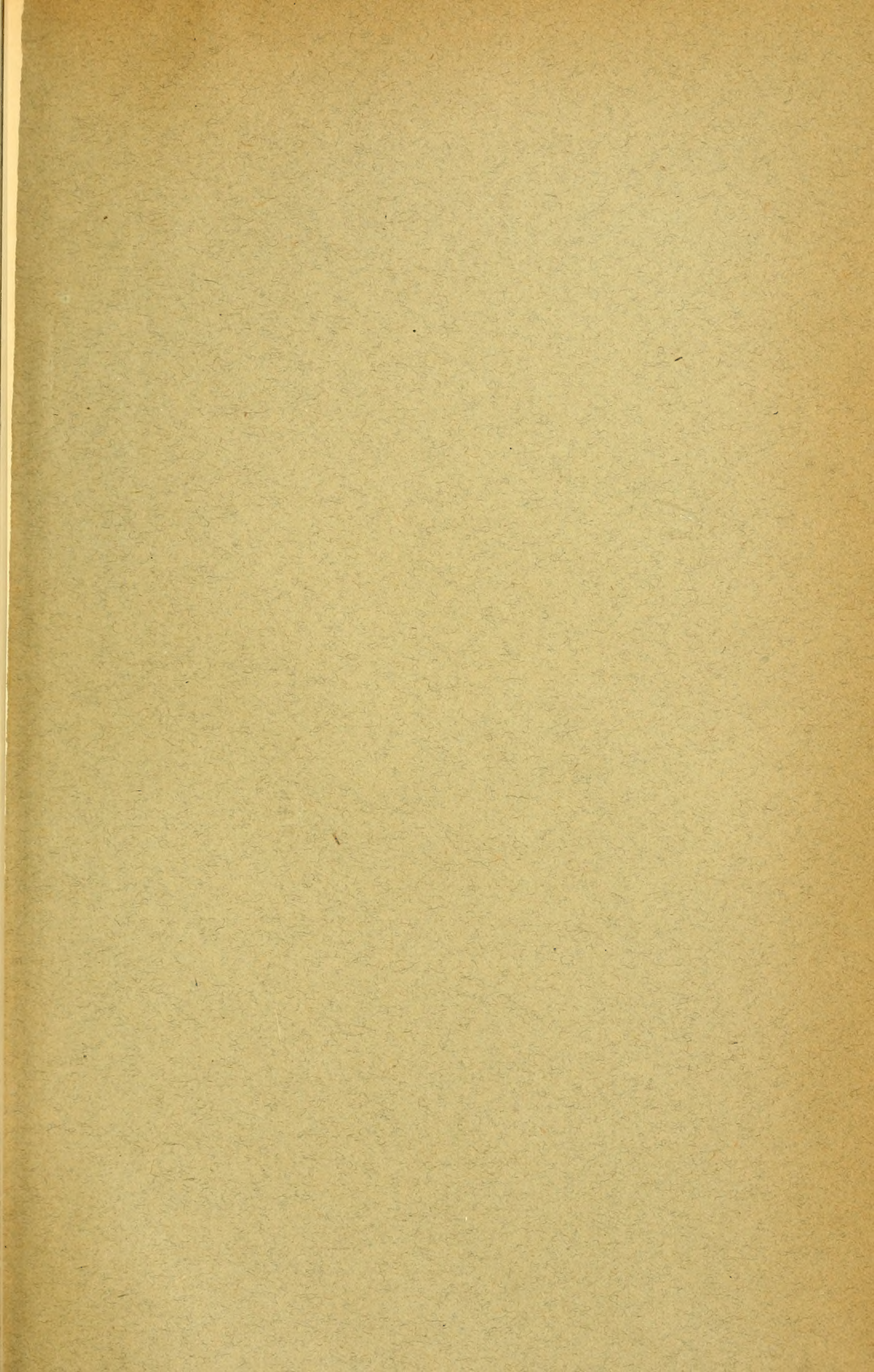


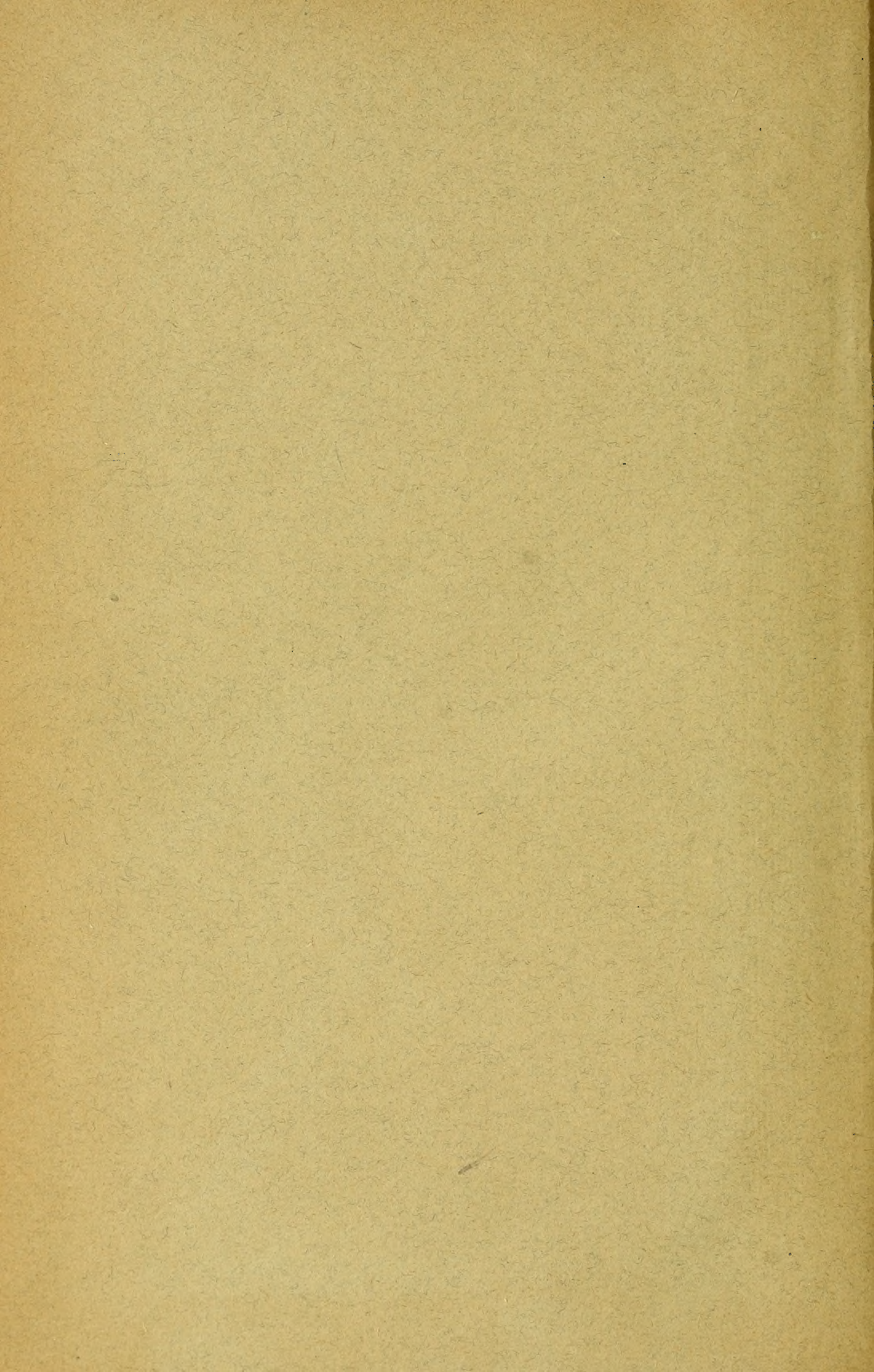
Werner u Winter




63
65
64
67
68
66
71
69
70
72
73
75
74
76








5 WHSE 02669

